2

ROYAL LONDON OPHTHALMIC HOSPITAL

Aus dem I. Anatomischen Institut der Universität Budapest.

DIE ENTWICKLUNG DES GLASKÖRPERS.

Von

Dr. M. v. LENHOSSÉK

o. Professor der Anatomie an der Universität Budapest.

Vorgelegt
der ung. Akademie der Wissenschaften
am 20. Oktober 1902.

Mit 2 Tafeln und 19 Abbildungen im Text.

LEIPZIG
Verlag von F. C. W. Vogel
1903.

ROYAL LONDON OPHTHALMIC HOSPITAL

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitendes	5
Beschreibung der Befunde	11
Kaninchen	11
Katze	55
Rind	65
Mensch	69
Kritisches	79
Zusammenfassung	92

ROYAL LONDON OPHTHALMIC HOSPITAL

Digitized by the Internet Archive
in 2014

https://archive.org/details/b21636084

I. Einleitendes.

Die letzten Jahrzehnte haben über den Glaskörper eine umfangreiche Literatur gezeitigt, die uns wohl manche dankenswerte Aufklärung über den Bau und die Eigenschaften dieses eigenartigen Gewebes brachte, aber gerade über die wichtigste Frage, die sich hier aufdrängt, die Frage nach dessen Natur, dessen histogenetischem Charakter, zu keinem abschliessenden Ergebnis geführt hat. Bis vor kurzem erfreute sich die von Rudolf Virchow (1852) aufgestellte Ansicht allgemeiner Anerkennung, dass hier eine besondere Form des Bindegewebes vorliegt. Gegenüber dieser wohl auch jetzt noch verbreitetsten Lehre suchte sich in den letzten Jahren eine andere Anschauung Geltung zu verschaffen (Tornatola, Rabl, Fischel, Addario), die diese Ansicht für unrichtig erachtet und den Glaskörper als eine Bildung des Ektoderms, im besonderen als ein Produkt des inneren Blattes des Augenbechers, d. h. der späteren Netzhaut im weiteren Sinne, hinstellt. Indessen muss man schon bei Durchsicht der im letzteren Sinne lautenden Mitteilungen und Äusserungen zu der Ansicht gelangen, dass durch sie jene neue Auffassung von der Herkunft des Glaskörpers nicht überzeugend begründet ist, wie denn auch diese Ansicht bisher gegen die alte Auffassung nicht aufzukommen vermochte; lauten doch gerade die letzten Äusserungen über unseren Gegenstand wieder der älteren Bindegewebslehre günstig, obwohl auch diese Mitteilungen den alten, bekannten und, wie jene Angriffe aus letzter Zeit beweisen, nicht völlig entscheidenden Stützen keine neuen hinzuzufügen in der Lage sind.

Bei diesem unsichern Stande unserer Kenntnisse über dieses wichtige und für die gesamte Auffassung des Glaskörpers massgebende Problem schien es mir ein zeitgemässes Unternehmen, der Frage nach der Natur des Glaskörpers durch eigene Untersuchungen näherzutreten. Von vornherein war es klar, dass hier nur der embryologische Weg zum Ziele führen könne; die vorliegenden zahlreichen Untersuchungen über den Bau des fertigen Glaskörpergewebes, die uns hierüber im unklaren gelassen haben, zeigen zur Genüge, dass eine Analyse des völlig oder auch schon halbwegs entwickelten Glaskörpers

in dieser Frage keine entscheidenden Anhaltspunkte zu gewähren vermag. Nun ist allerdings auch der embryologische Weg verschiedentlich, wenn auch verhältnismässig auffallend wenig, beschritten worden, ohne dass die Frage hierdurch ihrer endgültigen Lösung zugeführt worden wäre. Doch ergibt sich bei einer Durchsicht der einschlägigen Angaben, dass diese Untersuchungen, soweit sie überhaupt über den Charakter gelegentlicher, flüchtiger Beobachtungen hinausgehen, an dem Mangel leiden, dass sie die Frage nicht an der Wurzel anfassen, d. h. nicht gerade auf die ersten Stadien der Glaskörperentwicklung zurückgreifen, auf jene Stadien, an denen doch offenbar die Frage nach der Herkunft dieses Gewebes zur Entscheidung kommen muss. Diese Ansicht, die sich mir schon bei der Lektüre der über den Glaskörper vorliegenden entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten aufdrängte, wurde im Verlauf meiner eigenen Studien zur festen Überzeugung. Der Zeitpunkt, zu dem sich die für die Entscheidung der Frage nach der Entstehungsweise des Glaskörpers wichtigsten Vorgänge abspielen, liegt viel weiter zurück, als bisher vermutet wurde. Er entspricht den ersten Stadien der Linsenbildung. Ein eigenartiger Umstand, der in den mitzuteilenden Untersuchungen ausführlich dargelegt werden soll, bringt es notwendigerweise mit sich, dass, sobald die Untersuchung bei Stadien, die über die Abschnürung der Linse hinausliegen, einsetzt, sie in Bezug auf die Frage nach der Abstammung des Glaskörpers resultatlos bleiben muss und sich bestenfalls nur in Hypothesen erschöpfen kann. Deshalb mussten z. B. die Untersuchungen von Retzius [1]), die zu den hervorragendsten Erscheinungen auf diesem Gebiete gehören, in dieser Frage ergebnislos verlaufen. Hierin liegt der Grund der Ergebnislosigkeit der bisherigen embryologischen Untersuchungen über den Glaskörper und nicht darin, worin ihn z. B. H. Virchow [2]) sucht. Dieser um die Kenntnis des Glaskörpers so verdiente Forscher führt den ungenügenden Ertrag der bisherigen entwicklungsgeschichtlichen Forschungen über den Glaskörper darauf zurück, dass der histologische Bau des fertigen Glaskörpers noch nicht genügend erforscht ist und so der embryologischen Forschung ein klares Endziel fehlt. Nicht an dem klaren Endziel fehlte es bisher, sondern an dem richtigen Ausgangspunkt und, wir können hinzusetzen, ebenso auch an den richtigen Methoden.

Es galt also, der Bildungsweise des rätselhaften Gewebes womöglich vom ersten Moment seiner Entstehung an nachzuspüren und dies an der Hand der besten,

---

[1]) G. Retzius, Über den Bau des Glaskörpers und der Zonula Zinnii in dem Auge des Menschen und einiger Tiere. Biolog. Untersuchungen. N. F. VI. 1894. S. 67.

[2]) H. Virchow, Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefässe im Glaskörperraum von Wirbeltieren, sowie damit in Verbindung stehende Fragen. Ergebnisse d. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Herausgeg. von Merkel u. Bonnet. Bd. X, 1901. S. 720, vergl. S. 766.

OPHTHAL
HOSPIT

zur Darstellung des Glaskörpers geeignetsten Methoden. Es gelang bald, die entsprechenden Stadien bei dem Kaninchen, dem Hauptuntersuchungsobjekte vorliegender Untersuchungen, aufzufinden. Sie gehören, wie schon erwähnt, früheren Stadien an, als man es sich bisher denken liess. Bald war auch die geeignetste Methode zur Darstellung des sich anlegenden Glaskörpers gefunden und so konnte die Entstehungsweise des fraglichen Gewebes Schritt für Schritt mit wünschenswerter Klarheit ermittelt werden. Keine der bisherigen Darstellungen findet in meinen Ermittelungen eine Bestätigung, vielmehr geht aus ihnen eine neue Lehre von der Bildungsweise des Glaskörpers hervor.

Bevor ich auf eine Darstellung meiner Befunde eingehe, möchte ich über die angewendete Technik berichten. Ich möchte hierauf um so mehr Gewicht legen, als die gewonnenen Resultate bloss einer besonderen Technik zu verdanken sind. Die gewöhnlichen Methoden, die bei der Anfertigung und Färbung embryologischer Serien angewendet werden, reichen hier nicht aus, und hierin mag teilweise wohl die Erklärung dafür gefunden werden, dass wir über die erste Entwicklung des Glaskörpers, obwohl die entsprechenden Stadien so oft den Forschern vorlagen, so wenig unterrichtet sind.

Das Material der vorliegenden Untersuchungen bildeten, wie bereits erwähnt, hauptsächlich Kaninchenembryonen, von denen alle Entwicklungsstufen vom 10. Tage, dem Zeitpunkte des Auftretens der ersten auf die Glaskörperbildung zu beziehenden Erscheinungen, bis zum 17. Tage, einer verhältnismässig vorgeschrittenen Stufe der Glaskörperbildung, in lückenloser Reihe vorlagen.[1]) Daneben wurden, besonders für spätere Embryonalstadien, Serien von Katzen-, Rinds- und Menschenembryonen berücksichtigt. Die überwiegende Mehrzahl der bei dieser Untersuchung benützten Serien, so vor allem sämtliche Kaninchenserien, wurden eigens zum Zwecke dieser Studien angefertigt; ältere Serien konnten nur in geringer Zahl benützt werden, aber auch diese erst nach entsprechender Nachbehandlung. Bei allen Kaninchenserien wurde streng darauf geachtet, dass die Schnittrichtung eine gleiche sei; die Schnittebene wurde stets so angelegt, dass der Kopf frontal und damit die in diesen Stadien noch seitwärts gerichteten Augenanlagen in einer senkrechten, mit der Augenachse parallel gehenden Ebene getroffen wurden.

Zur Fixierung der Kaninchen- und Katzenembryonen haben sich besonders zwei Gemische bewährt: die Zenkersche Lösung, bei 24stündiger Einwirkung, und das Sublimat-Alkohol-Eisessig-Gemisch, das ich im Jahre 1898 in meiner Arbeit über die Spermato-

[1]) In der nachfolgenden Beschreibung meiner Befunde sind aus den mir vorliegenden Entwicklungsstadien des Glaskörpers nur einzelne herausgegriffen.

ROYAL L
OPHTHAL
HOSPITA

genese [1]) angegeben habe. Dieses Gemisch enthält die genannten Bestandteile in folgendem Verhältnis:

Konzentrierte Sublimatlösung (in 1 %iger Kochsalzlösung gelöst)	75 Teile
Absoluter Alkohol	25 „
Eisessig	5 „

Diese Lösung liefert sehr schöne Fixierungen nicht nur des Auges, sondern der embryonalen Gewebe überhaupt, doch scheint in dieser Hinsicht sehr viel auf die Einwirkungsdauer anzukommen. Sie muss verschieden sein je nach der Grösse und dem Alter der Embryonen: bei 9—14tägigen Kaninchenembryonen darf sie nicht über zwei bis drei Stunden hinausgehen, während bei 16tägigen schon eine fünf- bis sechsstündige Einwirkung vorteilhaft zu sein scheint. Die Nachbehandlung in 70, 80—90 %igem und absolutem Alkohol wurde in drei Tagen bewerkstelligt.

Als Zwischenmedium der Paraffineinbettung wendete ich mit bestem Erfolg etwas eingedicktes Cedernholzöl an, dessen ich mich, seitdem ich es zuerst zu diesem Zwecke versucht habe, bei der Paraffineinbettung ausschliesslich bediene.

Die geschilderte Art der Fixierung und Einbettung spielt bei dem Studium der Glaskörperentwicklung nur insofern eine günstige Rolle, als sie den Glaskörper ohne störende Schrumpfungen, seine Fibrillen ohne gröbere Verunstaltungen, in ihrer natürlichen Anordnung auf den Objektträger gelangen lässt. Ein gleiches Resultat lässt sich wohl auch mit anderen guten Fixierungsverfahren erzielen. Wichtiger, ja eigentlich entscheidend für den Erfolg der Untersuchung ist die richtige Färbung: durch sie wird die Glaskörperstruktur erst spezifisch dargestellt. Ich muss mich glücklich schätzen, hier sehr bald den richtigen Weg gefunden zu haben. Das Geheimnis einer gelungenen färberischen Darstellung des Glaskörpers in seinen ersten Bildungsstufen lässt sich kurz zusammenfassen: es besteht in einer Überfärbung mit Hämatoxylin. Betrachtet man die Augen junger Embryonen an Präparaten, die nach der bei der Herstellung embryologischer Serien gebräuchlichen Art der Färbung, sei es mit Karmin, sei es mit Hämatoxylin oder auch anderen Färbungen, hergestellt sind, so findet man den zwischen Linse und innerer Wand des Augenbechers gelegenen, je nach dem Entwicklungsstadium schmäleren oder weiteren Raum gewöhnlich fast ganz leer, d. h. wie mit einer strukturlosen Flüssigkeit ausgefüllt, abgesehen natürlich von den in diesem Raum befindlichen Blutgefässen. Aus solchen Bildern konnte die Ansicht entstehen, dass bereits vor dem Auftreten des Glaskörpers „ein verhältnismässig grosser Raum zwischen der Linse und der sekundären Augenblase präformiert ist“.[2]) Bei einer etwas stärkeren Färbung treten in diesem Raume

[1]) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über Spermatogenese. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 51, 1898. S. 215.

[2]) N. Rüdinger, Bildung und Bau des Glaskörpers. Verhandl. d. Anatom. Gesellsch. Strassburg 1894. S. 177.

OPHTHALMIC HOSPITAL

undeutliche, an ein Gerinnsel erinnernde Spuren einer Struktur hervor; hieraus wieder wird uns der Standpunkt von Schwalbe [1]), Kessler [2]), Cirincione [3]) und Anderen verständlich, die darauf beharren, dass alle sogenannten fibrillären Bildungen im Glaskörperraume Kunstprodukte, Gerinnsel sind. Dieses Bild ändert sich nun wie auf einen Zauberschlag, wenn man eine recht intensive Hämatoxylinfärbung eintreten lässt. An der Stelle des leeren Zwischenraumes oder der undeutlichen körnigen Zeichnung tritt jetzt eine prachtvolle spezifische Struktur zu Tage, aus scharf markierten, regelmässigen Fibrillen bestehend. Ein Blick auf dieses Fibrillensystem genügt, um jeden Verdacht eines Kunstproduktes zu verscheuchen. Der Raum, der früher leer erschien, zeigt sich jetzt mit einem deutlich geformten Gewebe erfüllt und wir sehen ein Beispiel mehr für die Erkenntnis, wie viel wir der Färbung in der Histologie verdanken. Ich habe einen ähnlichen Erfolg nicht nur bei den aus Anlass dieser Untersuchung angefertigten Serien erzielt, sondern auch bei alten Sammlungsserien, die, obschon vom Standpunkt gewöhnlicher embryologischer Methodik tadellos gefärbt, für das Studium des Glaskörpers unbrauchbar erschienen, da sich an Stelle des Glaskörpers ein vollkommen leerer, bloss einige Gefässe und vereinzelte Zellen in sich schliessender Raum zeigte. Auch bei diesen gelang es nach vorsichtiger Ablösung des Deckgläschens mit Hilfe der erwähnten intensiven Hämatoxylinbehandlung ausgezeichnete Färbungen der bis dahin ganz unsichtbaren Glaskörperstruktur zu erzielen, wodurch der Effekt der genannten starken Tinction besonders handgreiflich hervortrat. Zur Färbung eignen sich verschiedene Hämatoxylingattungen, z. B. auch das Mayersche Hämalaun, doch habe ich die besten Bilder stets mit der konzentrierten Lösung des Delafieldschen Hämatoxylins erhalten. Die auf den Objektträger aufgeklebten Schnitte blieben in der Regel über Nacht in dieser Lösung. Die derartig behandelten Präparate sind dann in der Regel für andere Zwecke so gut wie unbrauchbar wegen der Überfärbung der epithelial angeordneten Schichten: nur bei ganz dünnen Schnitten ist dies nicht immer der Fall. Gewöhnlich liess ich der Hämatoxylinfärbung noch eine leichte Nachfärbung mit Eosin folgen. Mit grossen Hoffnungen sah ich der Eisen-Hämatoxylinfärbung entgegen, die sonst in der Darstellung fibrillärer Bildungen Vortreffliches leistet; sie zeigte sich aber zur Färbung der Glaskörperfibrillen ganz ungeeignet. Auch die Rubinfärbung, die nach den Angaben von Retzius zur Färbung der Glaskörperfibrillen in späteren Fötalstadien und im ausgebildeten Auge

[1]) G. Schwalbe, Mikroskopische Anatomie des Sehnerven, der Netzhaut und des Glaskörpers. Handbuch d. gesamten Augenheilkunde. Herausgeg. v. Graefe-Saemisch. Bd. I. 1874. S. 471.

[2]) L. Kessler, Zur Entwicklung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig 1877. S. 34.

[3]) G. Cirincione, Zur Entwicklung des Wirbeltierauges. Über die Entwicklung der Capsula perilenticularis. Leipzig 1898. S. 17.

sehr gute Resultate ergibt, hat sich zur Darstellung der ersten Bildungsstufen des Glaskörpers nicht bewährt.

Bevor ich zur Darlegung meiner Befunde übergehe, möchte ich dankbar der vortrefflichen Mithilfe gedenken, deren ich mich bei den mitzuteilenden Untersuchungen von seiten meines Schülers, des Herrn stud. med. A. Szili, zu erfreuen hatte. Die Bewältigung der nicht unbedeutenden technischen Anforderungen, die diese Untersuchung stellte, wäre in der verhältnismässig kurzen Zeit der Sommerferien des Jahres 1902 kaum möglich gewesen ohne die geschickte Hand und den bereitwilligst in den Dienst dieser Untersuchung gestellten Fleiss meines jungen Mitarbeiters. Auch für die Anfertigung eines grossen Teiles der dieser Arbeit beigegebenen Zeichnungen bin ich Herrn Szili zu Dank verpflichtet.

ROYAL LONDON OPHTHALMIC HOSPITAL

II. Beschreibung der Befunde.

1. Kaninchenembryonen.

Gewiss wäre es einfacher und wohl auch für den Leser bequemer, sofort in zusammenhängender Darstellung das Ergebnis meiner Untersuchungen vorzulegen. Doch würde sich auf diesem Wege nur schwer eine bis ins einzelne gehende genaue Begründung der von mir vertretenen Anschauung, sowie eine Mitteilung aller der vielen im Laufe meiner Untersuchungen wahrgenommenen Einzelheiten bieten lassen. So sehe ich mich denn genötigt, bei der Darlegung meiner Befunde den umständlichen und durch die unvermeidlichen Wiederholungen ermüdenden Weg der Beschreibung der einzelnen Serien einzuschlagen.

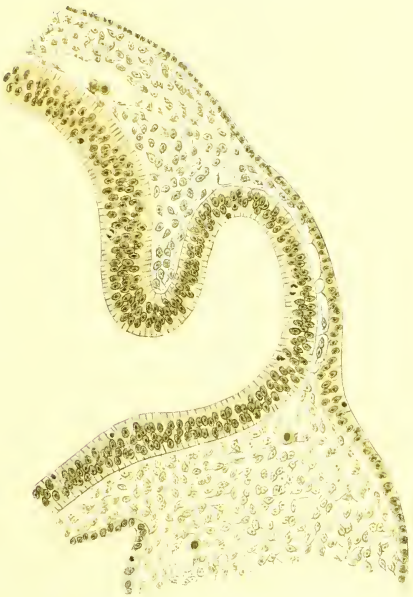

Fig. 1. Augenanlage eines 10tägigen Kaninchens. Aus einer Frontalserie. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Meine Beobachtungen nehmen von einem sehr frühen Stadium ihren Ausgang. Glaskörper und Linse gehen in ihrer ersten Entwicklung Hand in Hand. So wird man also, wenn man den ersten Andeutungen des Glaskörpers nachspüren will, zurückgreifen müssen auf die erste Stufe der Linsenbildung, auf jenes Stadium, da sich die Linsenanlage gerade nur in Form einer Verdickung des Ektoderms über der noch nicht eingestülpten Augenblase darstellt. Es entspricht dieses Stadium dem zehnten Tage nach der Befruchtung beim Kaninchen. Die beistehende Figur 1, einer Frontalschnittserie des Körpers entnommen, vergegenwärtigt diese Entwicklungsstufe. Das Linsenfeld erscheint als eine verdickte,

leicht nach aussen gewölbte Partie des Ektoderms; das verdickte Ektodermgebiet erstreckt sich sowohl dorsal, wie namentlich ventral etwas über den Umfang der Augenblase hinaus. In dem äusserst schmalen Spaltraum zwischen der konvexen distalen Wand der Augenblase und der Linsenplatte findet sich keine zusammenhängende Mesodermschichte mehr, wie früher, doch sind hier noch immer einzelne isoliert liegende, auf dem Schnitt spindelförmig erscheinende Mesenchymzellen, wenn auch nicht auf jedem Schnitte, nachweisbar. Histologisch stellt sich die Linsenplatte als einschichtiges Epithel dar; an der dicksten Stelle, die sich nicht in der Mitte des gewölbten Linsengebietes, sondern an dessen ventralem Rande befindet, besteht eine zweizeilige Anordnung der Kerne, wobei sich diese in der basalen Hälfte des Epithels etwas dichter zusammengedrängt zeigen, als in dessen äusserer Abteilung. Die Mitosen findet man stets in der Nähe der freien Fläche.

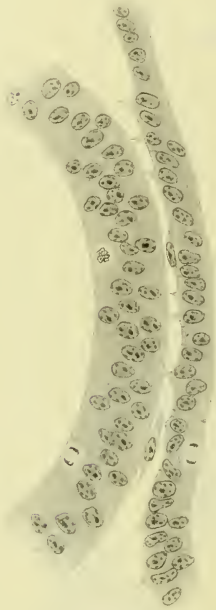

Fig. 2. Linsenplatte und distale Augenblasenwand eines 10tägigen Kaninchenembryos.
Die Zellen der Linsenplatte verlängern sich teilweise zu den „Basalkegeln". Zwischen den beiden Epithelblättern zwei Mesenchymzellen. Leitz, Obj. 8, Oc. 1.

Richten wir nun unser Augenmerk auf die basale, der Augenblase zugewendete Konturlinie des Epithels der Linsenanlage, so tritt uns eine eigenartige Beobachtung entgegen (Fig. 2). Während die meisten Zellen an ihrem basalen Ende geradlinig, wie abgeschnitten enden, zeigen einzelne ein anderes Verhalten: sie verlängern sich zu einem sehr regelmässigen kurzen Kegel, der über die sonst geradlinige basale Konturlinie des Epithels hervortritt und dadurch die Aufmerksamkeit sofort auf sich lenkt. Die Kegelspitze geht in ein zartes Fädchen über, das sich gewöhnlich in dem engen Zwischenraum zwischen Ektoderm und Augenblase verliert. Manchmal hat es den Anschein, als würde sich das Fädchen an die gegenüberliegende Augenblasenwand ansetzen oder zumindest doch mit ihr in Berührung treten. Es ist aber zu betonen, dass es sich auch bei der letzten Eventualität nicht um einen Übergang der Fädchen in das Protoplasma der Augenblasenzellen handeln kann, denn schon auf dieser Stufe gewahren wir an der Oberfläche des die Augenblase bildenden Epithels eine ausserordentlich zarte grenzmembranartige Linie. Ich habe diese Ausläufer der Linsenzellen, die ich Basalkegel oder Linsenkegel nennen will, in Figur 2 zu veranschaulichen versucht. Man erkennt daran, dass die mit solchen Kegeln ausgestatteten Zellen gegenüber

den andern in der Minderheit sind und dass sie sich auch nicht gleichmässig über den Umfang des Linsenfeldes verteilen. Auch erkennt man, dass die Richtung der Kegel in den peripherischen Teilen des Linsenfeldes eine schiefe ist, indem sie entsprechend der Stellung der Zellen, deren Fortsetzungen sie bilden, schief von dem Mittelpunkte der Linsenplatte weg gerichtet sind. Mit den spärlichen Mesenchymzellen, die in der Spalte zwischen Augenblase und Linsenanlage liegen, sowie mit denjenigen, die — in grösserer Menge angehäuft — den über die Grenze der Augenblase hinausgreifenden Randgebieten des Linsenfeldes anliegen, haben die Kegel und ihre fibrillären Fortsetzungen keine Beziehung: sie laufen zwischen ihnen frei aus.

Diese Bildungen stellen nun keineswegs einen nebensächlichen Befund dar, sondern bilden eine äusserst wichtige Erscheinung, berufen, in unseren weiteren Ausführungen eine bedeutende Rolle zu spielen. Die Basalkegel stellen die ersten Anzeichen der beginnenden Bildung von Glaskörperfibrillen dar. Mit Rücksicht auf diese ihre Wichtigkeit möchte ich gleich hervorheben, dass sie bisher der Aufmerksamkeit der Forscher völlig entgangen zu sein scheinen. Erwähnt fand ich sie nirgends; eine einzige Abbildung konnte ich in der Literatur ausfindig machen, die darauf hinweist, dass sie schon die Aufmerksamkeit eines scharf beobachtenden Forschers auf sich gelenkt haben. In den Figuren 2 und 5 der Tafel I der Rablschen Arbeit über die Entwicklung der Linse[1]) sind an den Zellen der Linsenplatte des Kaninchenembryos einzelne Basalfädchen abgebildet, die ohne Frage dasselbe darstellen, wovon hier die Rede ist. Möglicherweise haben auch schon andere Forscher diese Kegel wahrgenommen, ihnen aber keine weitere Bedeutung beigelegt oder sie etwa sogar für Kunstprodukte gehalten. Das sind sie aber keineswegs, denn sie erscheinen in ihrer typischen, regelmässigen Gestalt gerade in den am besten fixierten Präparaten. Auch ist in dieser Hinsicht beweisend, dass sie gerade nur im Bereich des zur Linsenanlage verdickten Ektodermgebietes vorhanden sind und sonst nirgends anders. Und wenn nach alledem bei dem Leser noch Zweifel darüber übrig bleiben sollten, ob diese Basalkegel reale Bildungen oder Kunstprodukte sind, so werden diese wohl in der Folge schwinden müssen, wenn wir sehen werden, in welch typischer Weise sich diese Kegel weiter entwickeln.

Suchen wir diese interessanten Bildungen auf einem sich unmittelbar an dieses Bild anschliessenden Stadium auf. Es ist dies das Stadium, dem 11. Tage entsprechend, das durch den Beginn der Linseneinstülpung charakterisiert ist (Fig. 3). Die

---

[1]) C. Rabl, Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Leipzig 1900. (S.-A. aus Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LXIII, LXV und LXVII.)

Augenblase zeigt die ersten Anzeichen einer grubigen Vertiefung der distalen Wand; dieser Vertiefung folgt nun auch die Linsenplatte. Sie ist gegen früher jetzt wesentlich verdickt. Ihre Verdickung ist in der Mitte am stärksten; so kommt es, dass, während sich ihre innere Fläche mit einer ziemlich ausgeprägten Wölbung in die Aushöhlung der Augenblase hineinlegt, die äussere freie Oberfläche der Linsenplatte mehr nur eine Abflachung, als eine ausgesprochene Vertiefung zeigt. In der mittleren dicksten Abteilung des Linsenfeldes ordnen sich die Zellkerne in drei bis vier Lagen übereinander. In dem noch immer gleich schmalen Spaltraum zwischen Linsenplatte und Augenblase gewahrt man, wie früher, vereinzelt liegende spindelförmige Mesenchymzellen; sie sind aber sehr spärlich, man findet davon höchstens zwei bis drei auf je einem Schnitte, an manchen Schnitten vermisst man sie ganz.

Fig. 3. Augenanlage eines 11tägigen Kaninchenembryos. Beginnende Linseneinstülpung. Aus einer Frontalserie. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Suchen wir jetzt die Basalkegel auf (Fig. 4), so gewahren wir, dass ihre Zahl beträchtlich zugenommen hat. Dies bleibt natürlich nicht ohne Einfluss auf das Verhalten der basalen Grenzlinie der Linsenplatte: sie erscheint jetzt in ihrem ganzen Umfang wie ausgezackt. Es ist aber hervorzuheben, dass trotzdem noch bei weitem nicht eine jede Zelle mit einem Basalkegel versehen ist. Auch wird eine gewisse Unregelmässigkeit des Bildes dadurch bewirkt, dass sich in der Verteilung der Zacken keine bestimmte Gesetzmässigkeit zu erkennen gibt, ferner auch dadurch, dass die Kegel von verschiedener Breite sind.

Den stärksten Basalkegeln und Fasern begegnet man in den peripherischen Gebieten der Linsengrube. Hier ist eine kleine Beobachtung zu verzeichnen, die bisher gleichfalls nirgends Erwähnung gefunden hat. An den Stellen der Linsenplatte, die dem Übergang der distalen, schon schwach eingestülpten Wand der Augenblase in deren dorsale und ventrale Wand gegenüberliegen, scheinen sich in der Regel die Zellen der Linsenanlage in der Weise konvergierend anzuordnen, dass sie je eine kleine knospenartige Gruppe bilden. Diese Anordnung ist dorsal viel besser ausgesprochen als ventral. Auch ist zu

ROYAL LONDON OPHTHALMIC HOSPITAL

bemerken, dass die Lage dieser Gruppe dorsal und ventral verschieden ist; dorsal entspricht sie genau dem Rande der Linsengrube, sie stellt die äusserste Zellgruppe des stark verdickten Linsengebietes dar. Ventral liegt die Sache anders: hier nimmt jene Zellgruppe nicht die peripherischeste Stelle der Linsengrube ein, sondern liegt dorsal davon, unweit von dem Mittelpunkt der noch schwach ausgeprägten Vertiefung. Es hängt dies zusammen mit der asymmetrischen Gestalt des Augenbechers, insbesondere mit dem Umstande, dass die von seiner distalen eingestülpten Wand gebildete Grube ventral kürzer ist, als dorsal und nicht bis an den Rand der Linsengrube heranreicht. Figuren 3 und 4 vergegenwärtigen dieses mit Worten nur schwer und umständlich darzustellende Verhalten. Die beiden Gruppen, die natürlich nur Querschnitte einer zusammenhängenden kreisförmigen Zellreihe bilden, lenken schon dadurch die Aufmerksamkeit auf sich, dass ihre sich zu einem gemeinsamen Kegel zusammenlegenden Basalfortsetzungen einen stärkeren keilförmigen Vorsprung des Basalkonturs der Linsengrube bilden, wie er z. B. schon bei Rabl in den Figuren 2, 3, 5 und 6 der Tafel I vom Kaninchen abgebildet ist. Die Basalfäserchen, die diesen Zellen entstammen, haben die Eigenschaft, dass sie etwas stärker sind, als die von zentraleren Teilen der Linsenplatte entspringenden. Verfolgt man sie weiter, so bemerkt man, dass einzelne von ihnen, besonders die am peripherischesten liegenden, inmitten der sich hier an das Ektoderm herandrängenden Mesenchymzellen frei endigen; die meisten zeigen aber ein anderes Verhalten: sie treten an den Rand des Augenbechers heran und scheinen sich an ihm zu befestigen, wozu zu bemerken ist, dass unter dieser Anheftung auch hier nicht etwa eine Verschmelzung mit dem Protoplasma der Augenblasenzellen, sondern nur ein Kontakt mit der sie auf der äusseren Seite überziehenden, unmessbar zarten Grenz-

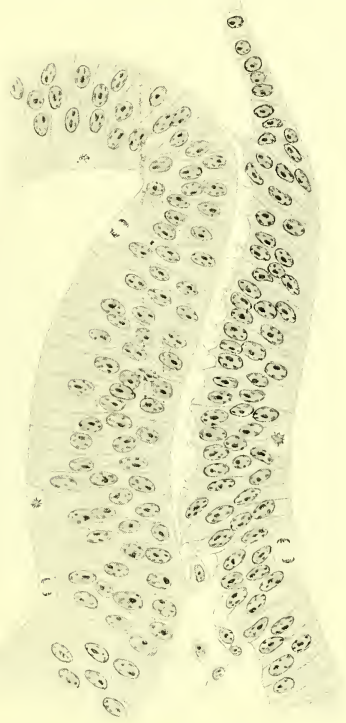

Fig. 4. Linsenplatte und distale Augenblasenwand eines 11tägigen Kaninchenembryos.
Beginnende dichotomische Teilung der Spitzen der Basalkegel. Leitz, Obj. 8, Oc. 3.

membran zu verstehen ist. Ich möchte diese besonders kräftigen Basalkegel mit Rücksicht auf ihre spätere Lage als Äquatorialkegel der Linsenanlage bezeichnen.

Fassen wir nun die weiter einwärts gelegenen Linsenkegel ins Auge, so tritt uns eine neue Beobachtung entgegen. Während sich viele wie früher in eine einfache Faser verlängern, die sich bald verliert oder auch die ihr gegenüberliegende Wand erreicht, zeigen andere Kegel die Tendenz, sich in zwei Fäserchen zu spalten, die dann aber nicht die Richtung des Kegels fortsetzen, sondern unter T-förmigem Anschluss an diesen in entgegengesetzten Richtungen auseinanderweichen, um bald mit freien Spitzen aufzuhören. Wir haben hier die ersten Anzeichen eines Vorgangs vor uns, der zur Bildung der ersten Glaskörperfibrillen führen wird und der uns auf der nächsten Stufe, wo er viel ausgesprochener hervortritt, ausführlicher beschäftigen soll.

Fig. 5. Augenanlage eines 11tägigen Kaninchenembryos.
Aus einer Frontalserie. Ausgesprochene Linsengrube. In der Aushöhlung der Linsenplatte zwei Häufchen degenerierter Ektodermzellen. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Wir gelangen damit zu einem Stadium mit ausgesprochener tiefer Linsengrube. Fig. 5, die dieses Stadium wiedergibt, ist ebenfalls einem 11tägigen Kaninchenembryo entnommen. Die äussere Fläche der Linsenplatte erscheint nicht mehr flach oder nur seicht eingedrückt, wie in der vorhergehenden Figur, sondern stellt schon eine ansehnliche Vertiefung dar. Diese ist nicht tellerförmig, sondern besitzt einen flachen Boden und zwei mit diesem winkelig zusammentreffende Seitenwandungen, wovon die dorsale gegen den Boden der Grube unter Bildung eines stumpfen Winkels schief geneigt ist, während die ventrale senkrecht mit ihm zusammentrifft. In der Aushöhlung der Linsengrube, besonders an deren Grunde, erblicken wir bereits die bekannten Häufchen degenerierter, aus der Linsenplatte abgelöster Zellen.

HOSPITAL

Noch immer aber befindet sich, trotz dieser Fortschritte, zwischen Augenbecher und Linsenanlage nur ein höchst schmaler Spaltraum. Hier fehlen auch die auf früheren Stufen in diesem Raum befindlichen spärlichen Mesenchymzellen nicht. Sie gehen also nicht zu Grunde; aber eine auffallende Veränderung hat in diesen Zellen Platz gegriffen. Während sie sich früher, wie geschildert, als regelmässig spindelförmige, mit einem ovalen Kern versehene Elemente, als typische Mesenchymzellen, darstellten, haben nun einige von ihnen schon jetzt eine eigenartige Formveränderung erfahren, die man am besten damit kennzeichnen kann, dass man sagt, die betreffenden Zellen haben ein „amöboides Aussehen“ angenommen. Vor allem äussert sich dies an dem Kern, der seine frühere regelmässige Form mit einer polymorphen Gestalt, wie wir sie etwa an den Kernen der Leukocyten sehen, vertauscht hat. Er weist nun Einschnürungen auf, ist oft wie in zwei, drei, bloss durch dünne Brücken zusammenhängende Teile geschieden usw. Auch der Zellkörper hat seine frühere Form gewechselt; seine Oberfläche zeigt sich vielfach in kurze lappige Fortsätze zerklüftet, so dass die Zelle eine sehr unregelmässige Gestalt annimmt. Die ganze Zelle macht daher den Eindruck einer „Wanderzelle“, doch ist es nicht fraglich, dass dieser Eindruck ein trügerischer ist; es handelt sich keineswegs um Elemente, die erst jetzt, sei es aus dem das Auge umgebenden Mesenchym, sei es aus den Blutgefässen, hierher gewandert sind, sondern um dieselben Mesenchymzellen, die sich von allem Anfang an an dieser Stelle befanden. Die eigenartigen Formveränderungen, denen diese Zellen unterliegen, dürfen vielleicht mit der an derselben Stelle zu gleicher Zeit anhebenden Bildung der Glaskörperfibrillen in irgendwelchen Zusammenhang gebracht werden.

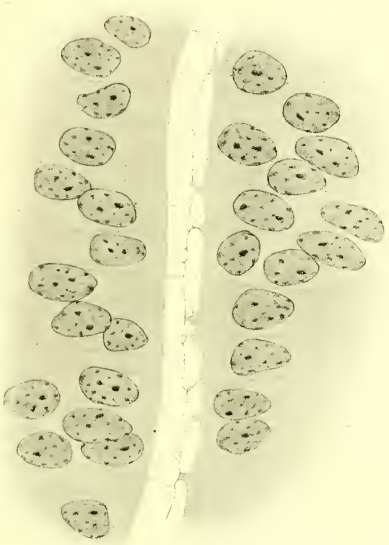

Fig. 6. Aus der Augenanlage eines 11tägigen Kaninchenembryos.

Eine Partie der distalen Augenbecherwand und der Linsenplatte; an letzterer Basalkegel mit der aus ihrer Teilung hervorgegangenen primären Meridionalfaser und einer Anzahl zarter, von dieser entspringenden Radiärfasern. Zeiss, Homog. Immersion 1,5 mm, 130, Comp. Oc. 6.

Die Basalkegel an der dem Augenbecher zugewandten Seite der Linsenzellen sind

in derselben Zahl vorhanden, wie früher (Fig. 6). Auch jetzt noch lässt ihre Anordnung eine bestimmte Regelmässigkeit vermissen. Die stärksten Basalkegel und Basalfibrillen gehören nach wie vor jenen beiden den Lippen des Augenbechers gegenüberliegenden Zellgruppen an. Ein wichtiger Vorgang hat sich aber in dem kurzen Zeitraum von dem vorhergehenden Stadium zu diesem an den Basalkegeln abgespielt. Jene dichotomische Teilung der Kegelspitze, die auf der früheren Stufe nur als sporadische Erscheinung hervortrat, ist nun allgemein geworden. Jeder Kegel teilt sich an seiner Spitze oder auch schon früher rechtwinklig in zwei auseinanderweichende Fibrillen, die miteinander eine gerade Linie bilden, an den Kegel dagegen sich **T**-förmig anschliessen und die parallel mit dem Basalkontur der Linsenplatte divergierend seitwärts ziehen. Sie stellen sich als ausserordentlich feine, aber scharf gezeichnete Fibrillen dar. Wir haben die erste typische Glaskörperfibrille vor uns. Sie ist also ein Produkt der Linsenzellen, aus denen sie als ein feiner protoplasmatischer Fortsatz hervorgeht. Eine wichtige Frage gelangt auch in diesem Stadium zur Entscheidung: die Frage, ob das spätere Fibrillengerüst des Glaskörpers ein wirkliches anastomotisches dreidimensionales Netz oder nur ein Filz individuell begrenzter, mit freien Spitzen endigender Fibrillen ist. Es ergibt sich, dass die Äste der benachbarten Kegel bestimmt in anastomotische Verbindung miteinander treten; somit kann es keinem Zweifel unterliegen, dass auch in dem späteren Fasergerüst des Glaskörpers eine anastomotische Vereinigung der Gerüstfäden besteht. So kommt also durch die Verbindung der Seitenäste der Linsenkegel in den in frontaler Richtung angelegten Schnitten eine einheitliche zarte Faser zu stande, die in geringer Entfernung von dem Basalkontur der Linsenplatte parallel mit diesem verläuft. Die Richtung dieser Faser ist, wenn wir uns die Lageverhältnisse des späteren Auges vergegenwärtigen, eine meridionale. In Anbetracht dessen, dass sich später, wie wir sehen werden, noch anderweitige derartig verlaufende Glaskörperfibrillen anlegen werden, wollen wir diese Faser als primäre Meridionalfaser bezeichnen. Sie stellt — wie gesagt — die erste Glaskörperfibrille dar, gleichzeitig aber auch, wie es aus den weiteren Darlegungen hervorgehen wird, die erste Anlage der vorderen Grenzschichte des Glaskörpers. Der schmale, von den Linsenkegeln durchsetzte Raum zwischen dieser Faser und der Linse sei schon jetzt als Perilentikularraum bezeichnet.

Diese erste Meridionalfaser stellt aber auf dieser Stufe nicht mehr das einzige fibrilläre Element der Glaskörperspalte dar. An der dem Augenbecher zugewandten Seite dieser Faser haben sich nun bereits eine Anzahl von ausserordentlich feinen, selbst bei den stärksten Immersionen fast an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Fäserchen entwickelt, die von der Faser rechtwinklig abgehen und an die zarte Grenzmembran der Augenbecherwandung herantreten, um sich an ihr zu befestigen. Sie sind auf dieser

Stufe noch nicht besonders zahlreich und auch wegen ihrer zarten Beschaffenheit schwer verfolgbar. Auf der nächsten Stufe werden uns diese Elemente, die wir als Radiärfasern bezeichnen wollen, viel klarer entgegentreten.

Bevor ich dieses Stadium verlasse, möchte ich darauf hinweisen, dass wir hier also schon auf dieser frühen Stufe, zu einem Zeitpunkte, da die Linse von ihrer Abschnürung noch weit entfernt, zwischen Linsengrube und Augenbecher erst noch eine ganz schmale Spalte angelegt und von Blutgefässen in diesem Raume noch keine Spur vorhanden ist, bereits Glaskörperfibrillen finden und zwar schon in einer bestimmten Anordnung; ja wir haben schon verschiedene, sich durch ihre Richtung voneinander unterscheidende Gattungen dieser Fibrillen vor uns.

Die weitere Verfolgung der Verhältnisse führt uns zu einem Stadium, das für die Bildung des Glaskörpers von grosser Bedeutung ist. Wir gelangen zu dem 12. Tage. Der Embryo, der der Beschreibung zu Grunde liegt, mass 4,6 mm. Figuren 7 und 8 dienen zur Veranschaulichung der hier beobachteten Verhältnisse. Die Linsengrube hat sich nicht nur vertieft, sondern trägt auch schon die Tendenz einer baldigen Abschnürung zur Schau. Neben ihrer proximalen Wandung hat sich auch schon eine distale Wandung an ihr entwickelt, die allerdings noch durch eine Öffnung unterbrochen ist, wodurch der Hohlraum der Linsenanlage mit der Amnionhöhle zusammenhängt. Diese Öffnung liegt beim Kaninchen nicht gerade in der Mitte dieser distalen Wand, sondern mehr ventral. Ektoderm und distale Linsenwandung bilden Falten miteinander, deren Blätter am Rande jener Öffnung ineinander übergehen. Die beiden Falten zeigen auf dem Frontalschnitt ein etwas verschiedenes Verhalten; die dorsale Falte ist länger und vermöge des parallelen und dicht aneinandergerückten Verlaufs der beiden Faltenblätter mehr vorhangartig, mit schmalem, scharfem freiem Rande; die ventrale Falte dagegen ist kurz, niedrig, ihre beiden Blätter weichen winklig breit auseinander, so dass zwischen ihnen ein dreieckiger Raum zu stande kommt; demgemäss ist auch die Stelle des Übergangs dieser ineinander mehr abgerundet. Die Durchschnittsgestalt der Linsenanlage bietet eine eigenartige Form dar, bezüglich deren ein Hinweis auf Figur 6 genügen dürfte. Der Augenbecher fasst in diesem Stadium noch einen Hohlraum zwischen seine beiden Blätter, einen Rest der primitiven Höhle der Augenblase. Die innere Wand des Augenbechers erscheint bereits beträchtlich verdickt; die dünnere äussere Lamelle entbehrt noch des Pigments.

Das Erste, was unseren Blick in der für uns wichtigsten Gegend, dem Zwischenraum zwischen Linse und Augenbecher, fesselt, ist die Wahrnehmung, dass nun Blutgefässe in diesen Raum hineingewachsen sind. Längs der Furche an der unteren

Fläche des Augenstieles ist von dem 11. auf den 12. Tag ein kleines Blutgefäss an diesen Spaltraum herangetreten und hat sich in dorsaler Richtung senkrecht emporsteigend zwischen Linse und Augenbecher hineingedrängt. Das Gefäss ist im Verhältnis zum Durchmesser der Spalte immerhin dick zu nennen, und so drängt es die beiden Epithelblätter energisch auseinander, während sich an den Stellen, wo das Gefäss nicht vorhanden ist, die beiden Blätter wieder nähern. Die zarte Endothelwandung des Gefässes steht entsprechend den beschränkten Raumverhältnissen in Berührung mit beiden Epithelblättern. Es liegt keineswegs eine Gefässschlinge vor, wie das von mancher Seite dargestellt worden ist, sondern nur ein einheitliches Gefäss, das sich aber bald teilt. Durch graphische Rekonstruktion war es möglich, den Teilungsmodus dieses ersten intrabulbären Gefässes zu ermitteln. Es ergab sich, dass das Gefäss schon ventral an der Einpflanzungsstelle des Augenstieles einen Ast entsendet, der ventral von der Linsenanlage zwischen dieser und dem Augenbecher nach dem Ektoderm zu verläuft und sich um die ventrale Lippe des Augenbechers krümmt, um sich mit der vor der Becherlippe verlaufenden Zirkulararterie zu verbinden. Der Stamm selbst der Arterie, die wir schon als Arteria hyaloidea oder mit Henle und H. Virchow als Arteria capsularis bezeichnen können, läuft in dem Spalt dorsalwärts, wobei er sich kolbig verdickt, erreicht aber in seinem Aufsteigen nicht den dorsalen Rand des Augenbechers, sondern hört schon etwas früher, an einer Stelle, die etwas dorsal von dem tiefsten Punkt der Becherhöhlung liegt, auf, indem er sich dichotomisch in zwei gabelförmig divergierende schwächere Äste spaltet, die dann weiter ziehen und, den dorsalen Becherrand umkreisend, sich ähnlich wie der geschilderte ventrale Ast in die äussere Zirkulararterie ergiessen. Aber im Aufsteigen gibt der Stamm der Arterie nach beiden Seiten noch je ein Seitenästchen ab, das sich in seinem weiteren Verlaufe ebenso verhält, wie der ventrale und die dorsalen Äste. Alle die beschriebenen Zweige sind

Fig. 7. Augenanlage eines 12tägigen Kaninchenembryos. Die Linsengrube hat sich beträchtlich vertieft und steht schon ihrer Abschnürung nahe. Im Innern der Grube Haufen degenerierter Zellen. Zwischen Linsenanlage und distaler Augenbecherwand erscheint schon der Stamm der Arteria hyaloidea; dorsal und ventral von dieser deutlich hervortretende fibrilläre Anlage des Glaskörpers. Aus einer Frontalserie. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

bedeutend schwächer als der Stamm selbst. Die Gefässwandungen bestehen aus einer einfachen Schicht von Endothelzellen; sonstige bindegewebige Elemente sind mit den Gefässen in die Glaskörperspalte nicht hineingedrungen. Es wäre für eine solche Invasion auch kein Platz vorhanden, da der eindringende Gefässstamm die schmale Augenspalte schon an sich vollkommen ausfüllt.

Die Stellen, wo sich ein Blutgefäss zwischen proximale Linsenwand und innere Wand des Augenbechers drängt, sind natürlich für das Studium der Glaskörperentwicklung ungeeignet. Nun gibt es aber auch Stellen des Glaskörperraumes, die von Gefässen nicht in Anspruch genommen werden. Besonders ist dies in den Seitengebieten des Auges der Fall, sowie dorsal, oberhalb der Teilungsstelle des Gefässkolbens. Wenden wir unsere Aufmerksamkeit solchen Stellen zu, so können wir zunächst feststellen, dass auch an diesen Stellen eine mässige Erweiterung des früher so schmalen Spaltraumes stattgefunden hat. Allerdings ist diese Erweiterung noch immer sehr geringfügig, noch immer handelt es sich mehr um eine schmale Spalte, als um einen freien Abstand der beiden epithelialen Blätter voneinander. Immerhin bietet aber schon diese Zunahme des Abstandes Raum genug zu einer komplizierteren Entfaltung der fibrillären Glaskörperanlage, wie dies aus nachfolgendem hervorgeht.

Der den Glaskörper in sich fassende Spaltraum — nennen wir ihn einfach Glaskörperraum — erscheint jetzt schon in der Peripherie des Augenbechers nicht mehr, wie früher, geschlossen; ein ausserordentlich schmaler Spalt trennt den Rand des Augenbechers von dem äquatorialen Gebiet des Linsenbläschens, wodurch sich der Glaskörperraum ringsum nach aussen öffnet. Wir wollen diese enge Passage, mit der wir uns im folgenden viel zu beschäftigen haben werden, als Isthmus des Glaskörperraumes bezeichnen.

Auf der inneren Lamelle des Augenbechers erkennen wir mit der Immersion nach wie vor jene schon wiederholt beschriebene Grenzlinie, die wir schon in den frühesten Stufen nachweisen konnten: ohne Frage ein cuticulares Produkt der Ektodermzellen der Augenblase. Wir wollen sie fortan mit dem in Bezug auf ihre spätere Bedeutung unpräjudizierlichen Namen Cuticula retinae bezeichnen. Sie präsentiert sich an den nach meiner Methode mit Hämatoxylin überfärbten Präparaten, mit starken Vergrösserungen betrachtet, als eine wenn auch sehr zarte, aber doch ziemlich scharf markierte und an allen Stellen ununterbrochene Linie. Man kann sie von der Mitte der Aushöhlung des Augenbechers aus nach dessen Rändern und selbst auf die Lippe des Bechers, wo das Retinalblatt in das äussere spätere Pigmentblatt übergeht, verfolgen, ohne auch nur die geringste Unterbrechung an ihr wahrnehmen zu können. Es ist diese Tatsache wichtig, denn schon sie schliesst eine Widerlegung der Ansichten von Tornatola, Rabl und Fischel, mit denen wir uns am Schlusse dieser Arbeit eingehender befassen wollen, in sich.

Spampani[1]), der Widersacher Tornatolas, hat unzweifelhaft Recht, wenn er betont, dass zwischen Retina und Glaskörper von allem Anfang an eine scharfe Grenze besteht, und die Vermutung von Kallius[2]), die er an die Wiedergabe dieser Äusserung Spampanis knüpft, bestätigt sich nicht, dass „im hinteren Teile des Auges sehr wohl diese Grenze schon scharf sein könnte, während sie im vorderen Abschnitt der Retina nicht vorhanden ist.“ Sie ist vorn von Anfang an ebenso scharf wie hinten.

Fassen wir die hintere Fläche des Epithels des noch nicht völlig abgeschnürten Linsenbläschens ins Auge, so bemerken wir, dass auch hier mittlerweile eine ähnliche Grenzlinie zur Entwicklung gelangt ist. Ich will es gleich vorwegnehmen: Wir haben die erste Anlage der Linsenkapsel vor uns, die sich, wie das schon Kölliker vor vielen Jahren richtig erkannt und Kessler zuerst ausführlich dargelegt hat, als eine cuticulare Verdichtung oder Ausscheidung der basalen Flächen der Linsenzellen anlegt. Sie stellt sich in derselben Erscheinung dar, wie die Cuticula retinae: als scharfgezeichnete, bei der Hämatoxylinfärbung eine intensiv dunkelblaue Färbung annehmende Linie, ja sie ist an Schärfe und an Dicke der Cuticula retinae schon jetzt etwas überlegen, trotzdem dass sie erst jetzt in die Erscheinung getreten ist, während die Cuticula retinae schon auf einer früheren Stufe nachweisbar war. Auf die zum Teil schon angelegte distale Wand des Linsenbläschens scheint sich diese cuticulare Verdichtung noch nicht fortzusetzen oder zumindest nur in unscheinbarer, kaum wahrnehmbarer Form.

Aber ein wesentlicher Unterschied springt an dieser Cuticula lentis gegenüber der Cuticula retinae ins Auge: sie ist nicht ununterbrochen, wie diese. Sie wird an zahlreichen Stellen durchsetzt durch die Basalkegel der Linsenzellen. Das Verhältnis der Cuticula lentis zu diesen Kegeln ist leicht festzustellen: das Häutchen verliert sich einfach fast unmerklich an der Basis des Kegels. Richten wir nun unser Augenmerk auf die Linsenkegel, so lässt sich zunächst feststellen, dass ihre Zahl gegen früher durchaus nicht zugenommen hat, ja es zeigt sich insofern bereits eine Reduktion derselben, als an den Stellen, wo sich Blutgefässe an die hintere Linsenfläche anlegen, diese Kegel geschwunden zu sein scheinen oder zumindest unsichtbar geworden sind. Eine weitere Entwicklung dieser Gebilde, eine Anlage neuer Kegel hat also auf alle Fälle nicht stattgefunden. Man kann demnach feststellen, dass die Linsenkegel am 12. Tag in ihrer Bildung einen Stillstand erfahren; es bilden sich keine weiteren mehr hinzu. An den Stellen, wo sich kein Blutgefäss zwischen Linse und Retina drängt, sind die Kegel allerdings noch in derselben Dichtigkeit und Anordnung und auch in

[1]) Spampani, Alcune ricerche sull'origine e la natura del vitreo. Monitore zoologico italiano. Anno XII. 1901. p. 145. Citiert nach Kallius.

[2]) E. Kallius, Sehorgan. Referat in d. Ergebnissen d. Anat. und Entwicklungsgesch., herausgeg. von Merkel und Bonnet. Bd. X. 1901. S. 367. Vergl. S. 479.

derselben Form wahrzunehmen, wie auf der früheren Stufe. Die stärksten Kegel gehören dem äquatorialen Gebiet des Linsenbläschens, also der Gegend des Isthmus, an; hier nehmen die Kegel eine starke, stachelartige Beschaffenheit an. Besonders hervorzuheben ist von diesen Äquatorialkegeln noch der Umstand, dass ihre Spitzen noch immer nicht alle, wie die der anderen Kegel, in die Meridionalfaser einmünden, sondern sich vielfach, wie in den ersten Stadien, an den Rand des Augenbechers ungeteilt oder manchmal auch in zwei oder mehr Äste gespalten anlegen. Die etwas weiter vorn gelegenen Äquatorialkegel der Linse erreichen den Augenbecherrand nicht mehr, sondern laufen in der Nähe der Linse frei aus.

Wenden wir unsere Aufmerksamkeit dem Inhalte des Glaskörperraumes an den von den Blutgefässen freigelassenen Stellen zu (Fig. 8), so bemerken wir eine ausgesprochene Zunahme der Dichtigkeit des diesen Raum ausfüllenden fibrillären Gerüstes. Mit schwacher Vergrösserung erkennt man schon an den Präparaten, die mit Hämatoxylin überfärbt sind, dass dieser Raum nicht leer, sondern von einer bei solchen Vergrösserungen zart hellblau erscheinenden Masse ausgefüllt ist. Sieht man dann mit starken Vergrösserungen zu, so erkennt man, dass diese Färbung keine diffuse ist, sondern an die Gegenwart des sich durch diesen engen Raum hindurchspinnenden zarten fibrillären Gerüstes gebunden ist. Die zwischen den Fibrillen gelegene, offenbar flüssige Zwischensubstanz nimmt keine Färbung an. Die einzelnen Fibrillen zeigen eine stahlblaue Färbung,

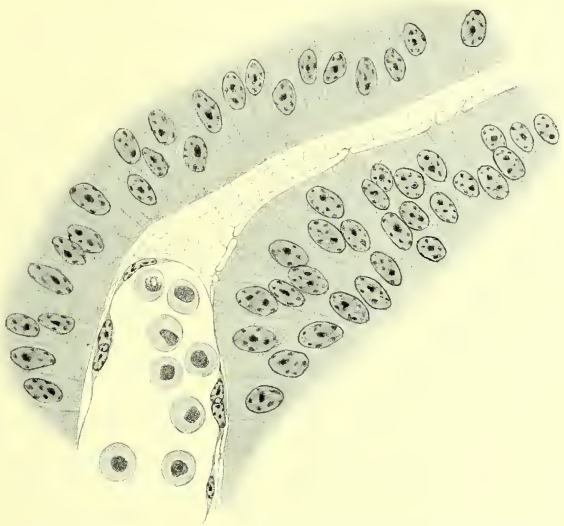

Fig. 8. Glaskörperraum mit seinem fibrillären Inhalte aus der in Fig. 7 abgebildeten Augenanlage eines 12tägigen Kaninchenembryos.
Es ist die Grenze zwischen ventraler und dorsaler Hälfte der Glaskörperspalte dargestellt; ventral erkennt man das kolbige Ende der Art. hyaloidea. Im Glaskörperraum Basalkegel der Linsenzellen, primäre und sekundäre Meridionalfasern und Radiärfibrillen. Zeiss, Homog. Immersion 1,5 mm, 130, Comp. Oc. 6.

sie erscheinen scharf und glatt begrenzt, ohne Varicositäten; sie sind auf dieser Stufe etwas stärker als die Fibrillen des entwickelten Glaskörpers, auch ist ihre Anordnung lockerer, als im reifen Zustand. Im allgemeinen ist das Fibrillengerüst im Vergleich zu dem späteren Zustand noch als faserarm und locker zu bezeichnen. Eine ausgesprochene Regelmässigkeit kommt in der Anordnung dieser Glaskörperfibrillen zum Ausdruck, die schon an sich jeden Verdacht eines Kunstproduktes fernhält. Ich halte es nicht für nötig, den in der früheren Literatur des Glaskörpers so oft erhobenen Einwand, dass es sich in diesem fibrillären Bilde um einen künstlichen Niederschlag handle, zu diskutieren. Ein Blick auf diese regelmässigen Bilder genügt, um den Beobachter von der Grundlosigkeit dieser Annahme zu überzeugen.

Diese Fibrillen sind nun also alle Bildungsprodukte der Basalkegel der Linsenzellen: sie stellen protoplasmatische Verästelungen der Elemente der Linsenanlage dar. Die Beschreibung ihrer Anordnung muss daher wieder von den Linsenkegeln ausgehen. Diese teilen sich alle, wie im früheren Stadium, an ihrer Spitze **T**-förmig in die beiden meridionalen Äste, die an ihrer Ursprungsstelle etwas stärker erscheinen und als zarte Fasern seitwärts ziehen, parallel mit der hinteren Linsenfläche, um sich mit den analogen Ästen der Nachbarkegel zu einer zusammenhängenden Faser zu verbinden. Die auf je einem Schnitte sichtbare Faser ist natürlich nicht die einzige derartige Fibrille, sondern man muss ein ganzes System solcher annehmen, die in parallelen, auf die Linse meridionalen Zügen die hintere Linsenfläche umkreisen. Der Raum, der zwischen diesen Fasern und der Linsenoberfläche liegt, der Perilentikularraum, wie wir ihn schon oben genannt haben, tritt auf den ersten Blick dadurch hervor, dass er der Glaskörperfibrillen entbehrt und bloss von den Basalkegeln durchsetzt wird. So erscheint er als heller Spaltraum zwischen Glaskörper und Linse. An der der Linse abgewandten Seite der primären Meridionalfaser sehen wir nun zahlreiche feine Radiärfäserchen entspringen, die den Abstand zwischen dieser Faser und der Netzhaut in regelmässiger Anordnung, leitersprossenartig in ungefähr gleichen Abständen, durchsetzen, wobei sie stets senkrecht auf der Oberfläche der Netzhaut stehen. An ihrem Ursprung an der Meridionalfaser lassen sie häufig eine kleine kegelförmige Verdickung erkennen; auch veranlassen sie oft an dieser Stelle einen kleinen zackigen Vorsprung der Meridionalfaser. Ihr Ansatz an der Cuticula retinae, mit der sie sich innig zu verbinden scheinen, erfolgt dagegen stets einfach, ohne dass sie an ihrer Ansatzstelle eine Verdickung erfahren würden. Die Linsenkegel geben mit ihrer Verästelung: der dazu gehörigen Meridionalfaser und den von dieser entspringenden Radiärfasern ein Bild, das man als kandelaberartig bezeichnen kann. Die Radiärfasern stehen so dicht beisammen, dass auf eine Retinazelle auch zwei solche Fasern entfallen können, doch besteht keine regelmässige Beziehung zwischen der Anordnung der Radiärfasern und dem Neben-

einander der Retinazellen, was ja bei dem Mangel jeder genetischen Beziehung zwischen diesen Fibrillen und der Netzhaut auch nicht zu verwundern ist. Die Beziehungen der Glaskörperfibrillen zur Netzhaut sind so aufzufassen, dass die Radiärfasern von der Linse her an die Netzhaut mit freien Spitzen heranwachsen und sich sekundär mit der diese bedeckenden Cuticula retinae in Verbindung setzen, welche Verbindung allerdings so innig gedacht werden muss, dass sie den Charakter einer organischen Verschmelzung annimmt, welche Auffassung deshalb keiner Schwierigkeit begegnet, da ja beide sich hier vereinigende Bildungen, Glaskörperfibrille und Cuticula retinae, ektodermale Produkte sind und noch dazu beide Produkte der Basalflächen von ektodermalen Zellen. Niemals zeigt sich an dem Anheftungspunkt der Radiärfasern ein Defekt der Netzhautcuticula und damit ein etwaiger Eintritt der Glaskörperfibrillen in das Protoplasma der Netzhautzellen. Die Cuticula retinae bleibt an den Anheftungspunkten der Radiärfasern normal glatt ausgebreitet; nur an solchen Stellen, wo die radiären Fibrillen infolge der Reagenzien einer Verkürzung unterlagen, kann als Kunstprodukt mechanisch ein kegelförmiger Vorsprung der Netzhaut durch den Zug der Radiärfaser bewirkt werden. Diese Kegel sind aber ohne Frage Kunsterzeugnisse; bezeichnend für sie ist, dass sie stets von der ununterbrochenen Cuticula retinae überkleidet sind.

Primäre Meridionalfasern und Radiärfasern stellen aber auf dieser Stufe nicht mehr die einzigen vorhandenen Glaskörperfibrillen dar. Die radiären Fasern sind zwar stets ungeteilt, sind aber schon auf dieser Stufe mit Seitenästchen versehen, die noch zarter sind als die Radiärstammfaser selbst. Sie entspringen an der Radiärfaser rechtwinklig, wobei sie vielfach eine zackige Ablenkung der Faser nach ihrer Seite hin hervorrufen. Die Seitenfibrillen zeigen wieder einen regelmässigen meridionalen Verlauf und verbinden sich vielfach nach dem Beispiele der primären Meridionalfasern mit den analogen Ästen der benachbarten Radiärfasern zu meridionalen Faserzügen, die mit der primären Faser parallel verlaufen und als regelmässige konzentrische Fibrillenzüge den Glaskörperraum durchziehen. Die Zahl dieser „sekundären Meridionalfasern“ ist auf dieser Stufe noch gering; wir finden nicht mehr als eine bis zwei solche und auch diese treten uns nur an den Stellen entgegen, wo der Glaskörperraum am breitesten ist, nämlich im mittleren Abschnitte der Glaskörperspalte. Gegen den Rand zu verlieren sich diese sekundären Meridionalfasern und es bleibt bloss die primäre erhalten. Es ist aber dieser Schilderung hinzuzufügen, dass das geschilderte regelmässige Bild durchaus nicht an allen Frontalschnitten des Auges zu Tage tritt. Es sind in der Regel nur wenige Schnitte, ja gewöhnlich nur einer bis zwei solche, die uns das schöne reguläre Bild der rechtwinkligen Durchkreuzung radiärer und meridionaler Fasern bieten. In den meisten Schnitten ist das Bild beträchtlich unregelmässiger: statt zusammenhängender Faserzüge treten uns nur Faserfragmente entgegen. Die Erklärung dieses Umstandes ist sehr einfach.

Bei der frontalen Schnittrichtung können es selbstverständlich nur die mittleren von den die Augen in sich begreifenden Schnitten der Serie sein, an denen die meridionalen Fasern und auch die radiären in ihrem Gesamtverlauf in die Ebene des Schnittes fallen.

Die vorstehende Beschreibung leidet an dem Mangel, dass sie von der Anordnung des Fasergerüstes ein Bild vermittelt, das denn doch etwas regelmässiger und schematischer ist, als die Verhältnisse in der Natur liegen. Denn neben den beiden regelmässigen Zügen treten uns schon auf dieser Stufe einzelne feine Fibrillen entgegen, die man in das Schema der beiden Faserrichtungen nicht gut einzwängen kann. Auch sind nicht alle Fibrillen gestreckt, sondern manche lassen wellige Krümmungen erkennen. Demgegenüber kann aber andererseits angenommen werden, dass die Anordnung der Fibrillen, ihre Verlaufsweise, ihre Durchkreuzung in natura regelmässiger ist, als sie auf dem Präparate erscheint, denn es ist klar, dass trotz aller Sorgfalt bei der Anfertigung und Behandlung der Präparate so zarte Fibrillenbildungen, wie es die Glaskörperfibrillen sind, die noch dazu nicht in eine resistente Grundsubstanz eingelassen, sondern frei durch einen bloss mit einer Flüssigkeit erfüllten Spaltraum ausgespannt sind, unter den unvermeidlichen schädlichen chemischen Einwirkungen und anderweitigen Insulten, denen sie auf dem langen Wege von dem eben eröffneten Uterus bis zum letzten Kanadabalsam-Tropfen ausgesetzt sind, mehr oder weniger leiden müssen.

Das Gesamtbild des Glaskörpers ist also auf dieser Stufe das folgende: Dicht um die hintere Fläche der Linse herum gewahren wir den schmalen, spaltförmigen, hellen, keine Glaskörperfibrillen aufweisenden Perilentikularraum, der bloss von Stelle zu Stelle durch einen Linsenkegel durchsetzt wird; die äussere Begrenzung dieses Raumes bildet die primäre Meridionalfaser, die erste Anlage der späteren vorderen Verdichtungszone; sie stellt die stärkste Glaskörperfibrille auf dieser Stufe dar. Der auswärts von dieser Faser befindliche, noch immer schmale eigentliche Glaskörperraum wird durchsetzt von radiären Zügen, die wieder von ein bis zwei, mit der primären Meridionalfaser konzentrischen Meridionalfasersystemen gekreuzt werden. In diesem Fibrillengerüste, das als ein anastomotisches, einheitlich zusammenhängendes Netzwerk aufzufassen ist, finden sich jene spärlichen Mesenchymzellen suspendiert, die wir schon früher beschrieben haben. Zu dem sie umspinnenden Fibrillenwerk stehen sie in keiner anderen als in Kontaktbeziehung.

Es wurde schon oben ausführlich geschildert, dass die Linsenanlage auf dieser Stufe auch schon eine distale, dem Ektoderm zugekehrte Wand besitzt, die allerdings von der noch nicht verschlossenen Öffnung des Linsenbläschens durchsetzt ist. Der grösste Teil dieser distalen Wand liegt dorsal von jener Öffnung und wird durch die innere Lamelle einer vorhangartig gegen die Öffnung herabhängenden Falte der Linsenwandung und des Ektoderms gebildet. Was nun unser Interesse besonders fesseln muss

(siehe Fig. 9), ist der Umstand, dass auch diese distale Wand der Linsenanlage an ihrer dem Ektoderm zugekehrten Seite ganz ähnliche Basalkegel aufweist, wie die Rückfläche der Linse, und noch auffallender ist es, dass sich hier nicht nur die Bildung von Basalkegeln, sondern auch die von Glaskörperfibrillen eingeleitet hat. Ja die Linsenkegel sind hier von ganz besonders auffallender Grösse, und namentlich sind diejenigen stark, die dem äquatorialen Gebiet der Linse näher liegen. Alle Kegel durchsetzen den schmalen Spaltraum zwischen den Faltenblättern und setzen sich an die von einer zarten Grenzlinie überzogene innere Fläche des Ektoderms an. Von den Seitenflächen der Kegel entspringen aber zarte Fibrillen, die ein lockeres Geflecht bilden und die nichts anderes sind, als typische Glaskörperfibrillen. Sie bilden mit den Kegeln den einzigen Inhalt der von der distalen Linsenwandung und dem Ektoderm umfassten Falte. Das Mesenchym dringt in diese Falten nicht hinein; als einzige Vertreterin dieses Gewebes findet man höchstens eine isolierte, „wanderzellenartige" Mesenchymzelle, wie sie auch dem hinteren Glaskörperraum zukommt. Besonders begegnet man einer solchen Zelle in dem Spaltraum der dorsalen Falte, dicht an der Umbiegungsstelle der beiden Blätter ineinander. Das Mesenchym, das den Augenbecher umgibt, grenzt sich entsprechend dem Rande des Augenbechers durch eine ziemlich gerade, von diesem Rande senkrecht zum Ektoderm ziehende Linie gegen die Basis jener beiden Falten und zugleich gegen den Isthmus ab, und so erscheint die ganze Linsenanlage von

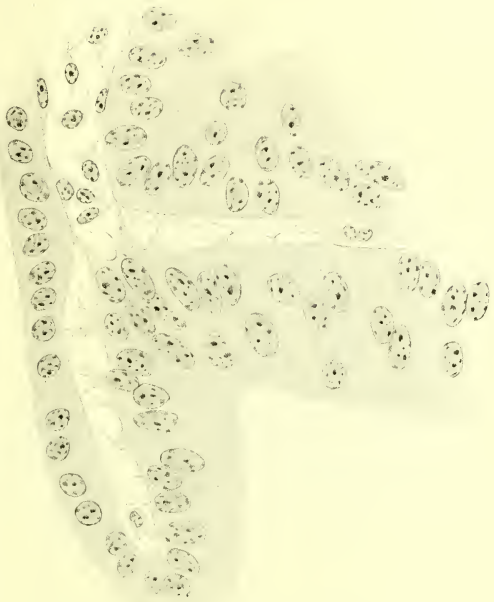

Fig. 9. Aus der Augenanlage eines 12tägigen Kaninchenembryos. Ektoderm und dorsale Hälfte der distalen Wand des noch nicht abgeschnürten Linsenbläschens gehen faltenartig ineinander über. Im Innern der Falte kein Mesenchym, sondern typische Linsenkegel und Fibrillen, die die erste Anlage des vergänglichen vorderen Glaskörperabschnittes bilden. Auch vom hinteren Glaskörperraum ein wenig sichtbar. Zeiss, Homog. Immersion 1,5 mm, 130, Comp. Oc. 6.

einem zusammenhängenden, von einem fibrillären Inhalt ausgefüllten Glaskörperraume umgeben.

Schon aus diesen Bildern ergibt sich die Tatsache, die bei der Untersuchung späterer Stadien noch viel klarer zu Tage treten wird, dass sich die Bildung des Glaskörpers in den ersten Stadien der Entwicklung nicht auf die proximale Wand des Linsenbläschens beschränkt, sondern auch an einer Stelle vor sich geht, wo später kein Glaskörper vorhanden ist, nämlich im ganzen Bereich der distalen, im entwickelten Auge der Iris und der vorderen Kammer zugewandten Linsenfläche.

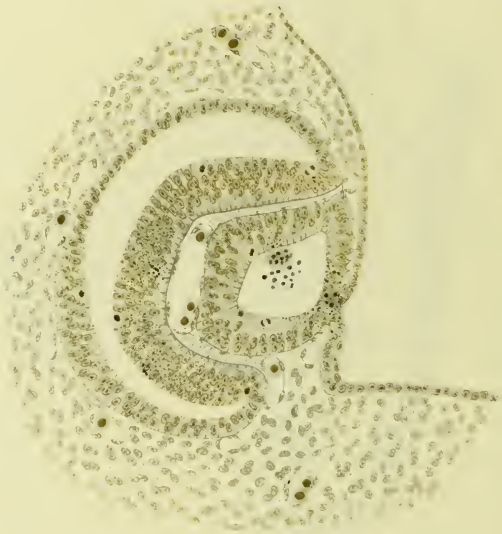

Fig. 10. Augenanlage eines 12tägigen Kaninchenembryos.
Aus einer Frontalserie. Die Linse gerade in der Abschnürung begriffen; an der Abschnürungsstelle finden sich in den Zellen der Linse und des Ektoderms zahlreiche stark färbbare Körner, die auf degenerative Erscheinungen hinweisen. Degenerierte Zellhaufen im Hohlraum des Linsenbläschens. Glaskörperspalte schon etwas erweitert, mit fibrillärem Inhalte. Rest des Hohlraumes der primären Augenblase noch ansehnlich. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Betrachten wir nun den Zustand der Glaskörperbildung gerade im Stadium der Abschnürung des Linsenbläschens vom Ektoderm, eines Vorganges, der ebenfalls dem 12. Tage angehört. Eine bestimmte Stunde lässt sich hierfür nicht angeben, denn man findet die Linse in der Regel nicht an allen Embryonen desselben Wurfes in dieser Phase, sondern immer nur an einzelnen, während sich bei anderen die Linse teils noch als offene Grube darstellt, teils schon völlig abgeschnürt ist. Es hängt dies mit dem bekannten Umstande zusammen, dass die Embryonen desselben Wurfes immer gewisse, wenn auch nur geringfügige zeitliche Verschiebungen in ihrem Entwicklungsgrade aufweisen. Ich kann auf Grund meiner Beobachtungen und mit spezieller Rücksicht auf die Entwicklung der Linse die Angabe Rabls (a. a. O. S. 184) bestätigen, dass hierbei diejenigen Embryonen am entwickeltsten sind, die sich der vaginalen Ausmündung der Uterushörner am nächsten befinden. Der Kaninchenembryo ist in

dem Stadium, das durch den Abschnürungsvorgang der Linse gekennzeichnet ist, infolge seiner etwas stärkeren Krümmung immer noch, wie früher, 4,6 mm lang.

Betrachten wir den senkrechten Durchschnitt der Augenanlage, wie er in Figur 10 dargestellt ist, so bemerken wir folgendes: Die beiden Falten der distalen Linsenwand sind nun zur Berührung gekommen, so dass von einer Öffnung nichts mehr wahrzunehmen ist. Linse und Ektoderm hängen aber an der Abschnürungsstelle noch zusammen. Dieser Punkt entspricht nicht der Mitte der distalen Linsenfläche, sondern liegt der Stelle, wo sie sich ventral in die proximale Linsenwand umbiegt, nahe. Der Verschluss ist demnach nicht durch ein gleichmässiges Entgegenwachsen der beiden Falten zu stande gekommen, sondern in der Hauptsache durch Hinunterwachsen der dorsalen Falte. Der spaltförmige Raum zwischen den beiden Blättern der dorsalen Falte ist im Zusammenhang damit länger geworden, hat aber auch etwas an Breite zugenommen.

Der Glaskörperraum lässt eine geringe Zunahme an Tiefe erkennen, noch immer aber füllt der Stamm der Arteria hyaloidea, an den Stellen, wo er sich zwischen die beiden Epithellamellen drängt, den Abstand zwischen ihnen vollkommen oder doch bis auf eine ganz enge Spalte aus. So wird man namentlich in den Schnitten, die die Augenanlage in der mittleren Gegend treffen, nur in der dorsalen Hälfte des Auges, oberhalb jenes Gefässes, einen freien Glaskörperraum finden.

Das Fibrillengitter des Glaskörpers (Fig. 11) lässt auf den ersten Blick eine etwas dichtere Anordnung erkennen, als auf der vorhergehenden Stufe; es hat also in dem kurzen, jedenfalls nur einige Stunden betragenden Zeitraum von der noch offenen Linsengrube zum Zeitpunkt der Abschnürung eine entschiedene Vermehrung der Fibrillen stattgefunden. Gegenüber diesem Befunde muss aber auffallen, dass die Linsenkegel, aus denen die Fibrillen ihren Ursprung nehmen, den Beginn einer Reduktion erkennen lassen. Diese äussert sich in einer Abnahme ihrer Zahl. Die Vermehrung der Glaskörperfibrillen hat also nicht durch Anlage neuer Basalkegel, durch Bildung neuer Vegetationspunkte, sondern durch Verästelung und reichere Entfaltung der vorhandenen Fibrillen stattgefunden: eine Anzahl von Kegeln muss dem Schwunde verfallen sein, welchen Vorgang man sich in der Weise vorstellen kann, dass der kleine Protoplasmavorsprung seine Verbindung mit der von ihm entspringenden Meridionalfaser verliert und in den basalen Teil der Linsenzelle einbezogen wird, worauf dann wohl sehr rasch über die Fläche, an der früher der Kegel entsprang, die Cuticula lentis hinwegzieht. An den noch übrig gebliebenen Kegeln lässt sich der Zusammenhang mit der primären Meridionalfaser prächtig beobachten. Eine weitere Veränderung äussert sich darin, dass sich nun auch in dem früher ganz leeren Perilentikularraum, d. h. in der von der ersten Meridionalfaser und der Linsenoberfläche umfassten Spalte, Glaskörperfibrillen zeigen; es hat die primäre Meridionalfaser nun also auch auf ihrer der Linse zugewandten Seite einige zarte

Radiärfäserchen aus sich hervorgehen lassen, die sich an die Linsenkapsel anheften. Ihre Dichtigkeit ist aber viel geringer, als diejenige der auf der anderen Seite befindlichen Radiärfasern, so dass dieser Raum auch jetzt noch strukturärmer und daher heller erscheint, als die der Netzhaut näher gelegenen Teile des Glaskörperraumes. Schliesslich fällt uns noch ein Moment auf: die im vorhergehenden Stadium so ausserordentlich zarten meridional verlaufenden Seitenästchen der Radiärfasern sind nun stärker hervorgetreten und zeigen sich jetzt deutlicher als früher zu zusammenhängenden Fasern vereinigt, die parallel mit der primären Meridionalfaser in konzentrischen Kreisbögen den Glaskörperraum durchziehen. Noch immer aber scheinen sie schwächer als die kräftige primäre Meridionalfaser, die nach wie vor das stärkste Element des fibrillären Glaskörpers darstellt.

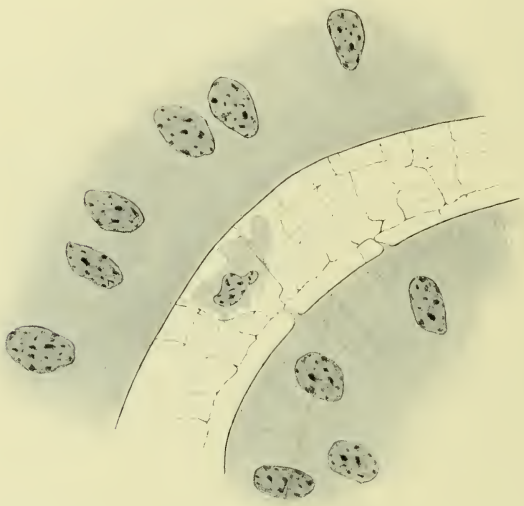

Fig. II. Glaskörperraum mit Linsenkegeln, meridionalen und radiären Fibrillen, aus dem Auge eines 12 tägigen Kaninchenembryos.
Inmitten der Fibrillen eine „Glaskörperzelle“ (Mesenchymzelle). Zeiss, Homog. Immersion 1,5 mm, 130. Comp. Oc. 6.

An den beiden äquatorialen, dem Becherrand gegenüberliegenden Stellen der Linsenanlage treten uns die bekannten besonders kräftigen, stachelartigen Basalkegel entgegen: sie setzen sich aber nicht mehr alle an den Rand des Augenbechers an, sondern verhalten sich zumeist schon wie die übrigen Linsenkegel, d. h. sie teilen sich in meridionale Glaskörperfibrillen.

Fassen wir den schmalen Spaltraum, den die distale Linsenwandung mit dem Ektoderm umfasst, ins Auge, so bemerken wir folgende Verhältnisse: noch immer sind hier an der Linsenwandung die früher erwähnten Basalkegel nachzuweisen, doch sind sie gegen früher etwas schwächer geworden. Eine Ausnahme bilden nur die im peripherischesten Teile der distalen Linsenwand, fast schon an ihrem Übergang in die äquatoriale Gegend befindlichen Kegel: diese stellen sich noch immer recht kräftig

dar und erreichen ebenso, wie früher, in schiefem Verlaufe die Innenfläche des Ektoderms, an der sie sich ansetzen. In dem von den Faltenblättern umfassten Raum befindet sich keine Spur von Mesenchym, wohl aber typische Glaskörperstruktur, aus feinen Fibrillen bestehend, deren Anordnung aber nicht die Regelmässigkeit aufweist, wie das Fibrillengerüst in dem hinteren grossen Hauptteil des Glaskörpers. Immerhin lassen sich in dem lockern Geflecht dieser Fibrillen zwei Hauptrichtungen feststellen, eine von der Linse zum Ektoderm verlaufende, die also der radiären der hinteren Abteilung entsprechen würde, und eine mit den beiden Epithelblättern parallel hinziehende, meridionale Richtung, die bloss durch eine einzige Fibrille dargestellt wird. Das Gewirr der Fibrillen lässt in diesem distalen vergänglichen Gebiet des Glaskörperraumes eine besonders feine und dichte Anordnung erkennen, daher sich der Inhalt dieses Spaltes — mit mittleren Vergrösserungen betrachtet — an Hämatoxylinpräparaten durch einen etwas satteren Farbenton auszeichnet, als der hintere Abschnitt des Glaskörpers.

Schliesslich sei bemerkt, dass man auch auf diesem Stadium zwischen die Glaskörperfibrillen eingebettet einzelne wanderzellenartig aussehende Mesenchymzellen wahrnimmt, und zwar treten uns solche nicht nur im hinteren Hauptteile des Glaskörperraumes entgegen, sondern auch vorn in der Spalte zwischen Linse und Ektoderm, dem vorderen Glaskörperraum. Allerdings gewahrt man hier nie mehr als eine einzige derartige Zelle; sie nimmt mit Vorliebe den Winkel zwischen den beiden Blättern der dorsalen Falte ein.

Betrachten wir nun die Verhältnisse des Glaskörpers in dem Stadium, das sich unmittelbar an die Abschnürung des Linsenbläschens anschliesst. Figur 12 veranschaulicht diese Entwicklungsstufe. Das Linsenbläschen erscheint auf dem Frontalschnitte von eigenartiger dreieckiger Form; die distale Wand, an der keine Andeutung mehr auf die Stelle der Abschnürung hinweist, ist leicht konvex. Die beiden anderen Seiten des Dreiecks stellen die proximale, dem Augenbecher zugekehrte Wandung dar. Wir sehen an ihr eine scharfe Trennung in eine dorsale Abteilung, an der durch die beginnende Umgestaltung der Zellen zu Linsenfasern bereits eine nicht unansehnliche Verdickung eingetreten ist, und in eine ventrale relativ dünnwandige Abteilung. Diese beiden Teile treffen unter einem spitzen Winkel zusammen; der Winkel entspricht der Eintrittsstelle der Arteria hyaloidea ins Augeninnere, d. h. der Stelle der späteren Sehnervenpapille.

Der Glaskörperraum hat wieder um ein Geringes zugenommen. Er weist auf dieser Stufe keine regelmässige Halbmondform auf, sondern erscheint zweifach geknickt. Die erste Knickung liegt unten an der Eintrittsstelle der Arterie, wo die beiden Abschnitte

der proximalen Linsenwandung zusammentreffen; eine zweite, schärfere Knickung befindet sich dorsal von diesem Punkt, entsprechend der Stelle, wo die Verdickung der proximalen Linsenwand ihren Höhepunkt erreicht und wo diese Wand dadurch nicht nur nach vorn, sondern auch nach hinten kegelförmig vorspringt. Auch der Isthmus zeigt eine geringe Zunahme an Breite. Die distale Wand des Linsenbläschens legt sich dem Ektoderm nicht unmittelbar an, sondern ist von ihm durch einen schmalen Zwischenraum geschieden.

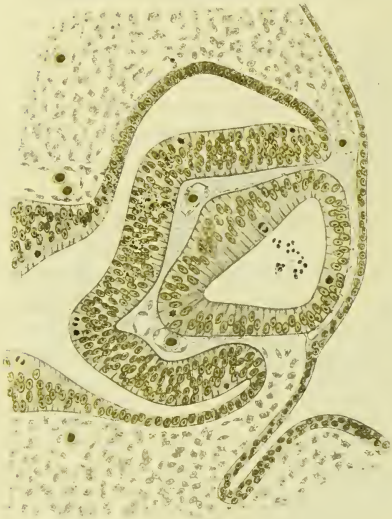

Fig. 12. Augenanlage eines 12tägigen Kaninchenembryos, unmittelbar nach erfolgter Abschnürung des Linsenbläschens.

Vordere Glaskörperlage auf dem Höhepunkte ihrer Entwicklung. Aus einer Frontalserie. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Suchen wir die hintere Linsenfläche auf Basalkegel ab, so können wir eine weitere Abnahme der Zahl dieser letzteren feststellen. Um sich über das Vorhandensein der Basalkegel und ihre Anzahl zu orientieren, eignen sich, wie ich dies nebenbei bemerken möchte, besonders gewöhnliche Präparate, d. h. solche, die nicht spezifisch auf Glaskörper gefärbt, d. h. überfärbt, sondern nur mässig mit Hämatoxylin und Eosin tingiert sind. An solchen stellt sich der Glaskörperraum so gut wie leer dar; auf dieser strukturlosen, hellen Unterlage treten die durch eine zarte Eosinfärbung sichtbar gemachten Kegel — natürlich nur bei Anwendung einer Immersionsvergrösserung — deutlich hervor. Ich zählte immerhin noch sieben Kegel in einem 12 μ dicken Schnitte; sie sind nicht gleichmässig über die proximale Linsenfläche verteilt, sondern erscheinen mehr gegen die peripherischen Linsengebiete gerückt. Je zwei bis drei Kegel kommen ausserdem stets noch der äquatorialen Gegend des Linsenbläschens zu.

Hier mögen einige Bemerkungen über die im Fibrillengerüste suspendierten Glaskörperzellen (Fig. 13) eingeschaltet werden. Die Veranlassung, sie hier zur Sprache zu bringen, liegt darin, dass sich auch diese an derartigen verhältnismässig schwach gefärbten Präparaten am besten studieren lassen. Sie treten uns in der Zahl von drei bis vier in jedem Schnitte entgegen und können wo immer im spaltförmigen Glaskörperraum, selbst im Isthmus liegen. Es ist nicht schwer, sie von den Zellen, die die Wandung der Gefässe bilden, sowie von den sich an die Gefässwandungen anschliessenden spärlichen

vasoformativen Zellen zu unterscheiden. Letztere stellen stets spindelförmige Elemente mit verhältnismässig grossem, regelmässig geformtem ovalem Kern dar; bezeichnend für sie ist auch, dass sie sich immer an die Gefässwandungen anschliessen und, indem sie kegelförmige Auswüchse der letzteren bilden, mit anderen ihresgleichen kettenförmig anastomotisch vereinigt sind. Demgegenüber zeigen bei den echten Glaskörperzellen Zellkörper und Zellkern eine denkbar unregelmässige Gestalt. Die meisten erscheinen in die Länge gezogen, einzelne treten in mehr gedrungener, aber nichtsdestoweniger unregelmässiger Form auf. Das Protoplasma erscheint wie in irreguläre Lappen zerklüftet, die manchmal fortsatzartig in die Länge gezogen sind, aber fast immer die Eigentümlichkeit haben, dass sie an ihrem Ende kolbig verdickt sind. Auch der Kern lässt die mannigfaltigste Gestalt erkennen, er kann rucksackartig, gelappt sein usw. Einige von diesen abenteuerlichen Formen sind in der beistehenden Figur 13 zur Ansicht gebracht.

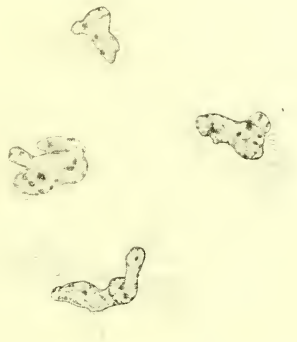

Fig. 13. Mesenchymzellen aus dem Glaskörperraum eines 12tägigen Kaninchenembryos. Mit dem Zeichenapparat gezeichnet. Zeiss, Homog. Immersion 1,5 mm, 130, Comp. Oc. 6.

Aus der Schilderung der vorhergehenden Stadien, in denen wir diese Elemente stets aufgefunden haben, geht hervor, dass diese Zellen nichts weiter sind, als dieselben Zellen, die schon ursprünglich zwischen Ektoderm und Augenblase lagen, Überbleibsel der vor der Bildung der Linse hier vorhandenen reichlicheren Mesenchymschichte, Elemente, die bei der Einstülpung und Abschnürung des Linsenbläschens in den Glaskörperraum gelangten. Bei Betrachtung der eigenartigen Formverhältnisse dieser Elemente drängt sich der Gedanke auf, dass ihre Gestalt möglicherweise durch eine mechanische Einwirkung der Glaskörperfibrillen, die sich um sie herum entwickeln und in deren dichtem Gerüst sie wie eingespannt liegen, hervorgerufen ist. Dieser Gedanke ist in der Tat naheliegend, doch ist gleich hervorzuheben, dass sich die Besonderheit ihrer Gestalt keineswegs mit der Anordnung der sie umgebenden Fibrillen in Zusammenhang bringen lässt. Vielmehr zeigen sie in der Art und Weise, wie sie ihre Lappen ausstrecken, die grösste Ungezwungenheit und das Fehlen einer jeden Rücksichtnahme auf die Anordnung des so regelmässig beschaffenen Fibrillengerüstes, ein Umstand, der darauf hinzuweisen scheint, dass die Glaskörperfibrillen um diese Zeit durchaus nicht starre, widerstandsfähige Bildungen darstellen, vielmehr als zarte protoplasmatische Fädchen aufzufassen sind, denen das Protoplasma jener Glaskörperzellen an Konsistenz überlegen ist. Der treibende Faktor für die eigenartige Gestaltung dieser

Zellen kann demnach nicht in ihrer Umgebung gesucht werden, sondern muss in ihnen selbst liegen. Eines ist ganz sicher: mit den Fibrillen haben diese Zellen keinen Zusammenhang.

Die Cuticula retinae lässt gegen früher keine Zunahme erkennen, während die Cuticula lentis einige Fortschritte aufweist. An der Basis der noch vorhandenen spärlichen Kegel zeigt sich ein ähnliches Verhalten, wie früher: unmerklich verschwindet die Cuticularlinie hier. Das Fibrillengitter des Glaskörpers, das jetzt bereits in ansehnlicher Dichtigkeit vorliegt, bietet an den geeigneten Schnitten der Serie ein sehr schönes, regelmässiges Bild. Vor allem fällt das noch immer kräftigste Element des Gerüstes, die primäre Meridionalfaser, auf; nach wie vor umkreist sie die hintere Linsenfläche in einem mit dieser streng parallelen Verlauf, wobei sie von Stelle zu Stelle die abgestumpften Spitzen der spärlichen schlanken Linsenkegel aufnimmt. Ein schmaler Abstand trennt sie von der Linse, der Perilentikularraum, der, wenn auch von einigen Radiärfibrillen durchsetzt, immer noch strukturärmer und heller ist, als die übrigen Teile des Glaskörpers, daher er schon bei schwächeren Vergrösserungen als ein helleres Gebiet des Glaskörperraumes in die Augen springt. Auswärts von der primären Meridionalfaser sehen wir eine ganze Reihe mit ihr regelmässig parallel verlaufender Fibrillenzüge sich aneinander scharen. Man kann an der breitesten Stelle des Glaskörperraumes drei bis vier sich etagenartig aneinander schliessende und dazwischen noch mehrere feinere Meridionalzüge zählen. Die Dichtigkeit ihrer Anordnung nimmt von der Netzhaut zur Linse zu; unmittelbar vor der Netzhaut liegt überhaupt keine Meridionalfaser.

Infolge der geschilderten Anordnung weist der Glaskörperraum auf dieser Stufe mit schwacher Vergrösserung betrachtet eine bestimmte Schattierung auf. Der zarte, blaue, diffuse Farbenton, den er erkennen lässt, zeigt von der Netzhaut gegen die Linse eine allmähliche Verstärkung, die ihren Höhepunkt an einer dicht an der Linse gelegenen, mit ihr parallel verlaufenden Linie erreicht. Zwischen dieser Linie (der primären Meridionalfibrille) und der Linse fällt ein schmaler, heller, ungefärbter Saum (der Perilentikularraum) auf. Betrachtet man die Schattierungsverhältnisse in der Richtung gegen den Isthmus zu, so findet man, dass nach dieser Stelle hin nicht nur keine Verdichtung des Glaskörpers, sondern eher eine geringfügige Aufhellung zu konstatieren ist. Diese ist, wie das mit stärkerer Vergrösserung erkannt werden kann, zum Teile in der spärlicheren Zahl der Meridionalfibrillen, zum Teile in dem Umstande begründet, dass die Radiärfibrillen in diesem Bereiche fehlen, während sie in der hinteren Abteilung des Glaskörpers gegen früher sogar noch eine etwas dichtere Anordnung erkennen lassen. In der ganzen Anordnung der Radiärfasern prägt sich eine viel grössere Regelmässigkeit aus, als in derjenigen des sie durchkreuzenden Fibrillensystems. Als zarte, aber regelmässig und gestreckt verlaufende Fäserchen durchkreuzen sie in ungefähr gleichen Abständen die

meridionalen Faserzüge und spannen sich ununterbrochen von der primären Meridionalfaser zur Cuticula retinae aus, an der sie sich anheften. Sie verleihen schon bei mittleren Vergrösserungen dem Glaskörper ein radiär gestreiftes Aussehen.

Wenden wir unsere Aufmerksamkeit schliesslich dem schon erwähnten schmalen Raum zwischen distaler Linsenwand und Ektoderm zu (Fig. 14). Es ist in diesem Raum keine Spur von Bindegewebe nachzuweisen, wohl aber erscheint er in seiner ganzen Ausdehnung von typischer Glaskörperstruktur ausgefüllt. Freilich ist diese Struktur von derjenigen, die wir hinter der Linse beobachten, insofern etwas verschieden, als hier eine Regelmässigkeit in der Anordnung der Fibrillen viel weniger zur Geltung kommt. Die Gebilde, aus denen diese Fibrillen entstanden sind, sind noch immer zu erkennen: die Basalkegel der die distale Wand der Linse bildenden Zellen. Noch immer fallen die am peripherischesten gelegenen Kegel durch ihre Stärke auf, nur darin macht sich ein Unterschied bemerkbar, dass sie das Ektoderm nun niemals mehr mit ungeteilten Spitzen erreichen, sondern sich schon früher in Fibrillen aussplittern; erst diese Fibrillen erreichen die Innenfläche des Hornblattes. Auf der ventralen Seite des Linsenbläschens hängt dieser vergängliche vordere Glaskörperraum und sein Inhalt mit dem den Isthmus ausfüllenden Glaskörpergewebe und durch dessen Vermittlung mit dem hinteren Glaskörperabschnitt direkt zusammen. Auch dorsal ist dies an manchen Schnitten der Fall, aber nicht mehr an allen. An einigen Schnitten bemerken wir nämlich schon, dass das Mesenchym in der Gegend des dorsalen Randes des Augenbechers über dessen Lippe hinweg an eine vor dem Äquator gelegene Stelle des Linsenbläschens

Fig. 14. Aus der Augenanlage eines 12tägigen Kaninchens.

Distale Wand des bereits abgeschnürten Linsenbläschens und darüber hinwegziehendes Ektoderm. Von dem Linsenepithel gehen eine Anzahl Basalkegel aus, die sich zu Glaskörperfibrillen aufsplittern. Mesenchym dringt in den Zwischenraum (den „vorderen Glaskörperraum") nicht hinein. Zeiss, Homog. Immersion 1,5 mm, 130, Comp. Oc. 6.

direkt herangewachsen ist und so eine Trennung des vorderen Glaskörperraumes von dem hinteren grossen bewirkt hat. An der Stelle dieser Anlagerung ist eine Glaskörperstruktur natürlich nicht wahrzunehmen, es müssen die hier früher vorhandenen Glaskörperfibrillen durch das Bindegewebe verdrängt und dem Schwunde zugeführt worden sein.

Hier mag also auf eine aus diesen Beobachtungen sich ergebende neue Tatsache hingewiesen werden. Die Bildung des Glaskörpers beschränkt sich in den frühesten Stadien nicht auf die hintere Fläche der Linse, sondern erstreckt sich auf den gesamten Umfang der Linsenanlage. Auch die vordere Fläche der Linse, diejenige, die später der Iris und der vorderen Kammer zugewendet ist, ist in den früheren Stufen mit der Fähigkeit der Glaskörperbildung ausgestattet, die sich in der Entstehung einer schmalen, diese Fläche bedeckenden und sie von dem Ektoderm scheidenden Glaskörperschichte äussert. So erscheint die Linse in diesem Stadium an ihrer ganzen Oberfläche von Glaskörpergewebe umhüllt. Die Beobachtung der nächsten Stadien wird uns zeigen, wie dieser vordere vergängliche Abschnitt des Glaskörpers allmählich durch Bindegewebe verdrängt wird. Jetzt erst wird uns ein Bild, das uns auf den nach der gewöhnlichen Methode gefärbten Schnitten des embryonalen Auges entgegentritt, verständlich: der Befund, dass das Linsenbläschen nach erfolgter Abschnürung niemals direkt dem Ektoderm anliegt, aber auch nicht durch Bindegewebe von ihm geschieden ist, sondern dass zwischen beiden ein scheinbar leerer Spaltraum vorhanden ist. Dieser Spaltraum nun ist nichts anderes, als der vergängliche „vordere Glaskörperraum", dessen Inhalt sich bei den gewöhnlichen Färbungsmethoden der Färbung entzieht. Es sei schliesslich darauf hingewiesen, dass das Vorhandensein des Glaskörpers auf der vorderen Linsenfläche, einer Gegend, die von dem inneren Blatt des Augenbechers ferngerückt ist, schon an sich einen überzeugenden Beweis für die Unrichtigkeit der von Tornatola und anderen vertretenen Anschauung in sich schliesst, dass der Glaskörper ein Produkt der Netzhaut sei. Bedarf es aber eines solchen indirekten Beweises nach den positiven Wahrnehmungen, die im vorhergehenden dargelegt worden sind?

Mit dem 13. Tage gelangen wir zu einem Stadium, in dem der Glaskörper gegenüber seinem Zustande am 12. Tage in quantitativer Beziehung wohl nur geringe Fortschritte erkennen lässt, das aber in qualitativer Hinsicht in betreff der Glaskörperentwicklung eine wichtige Etappe bildet. Denn zu diesem Zeitpunkt spielt sich ein Vorgang ab, der für das Verständnis der Entwicklungsweise des Glaskörpers von tiefgreifender Bedeutung ist: die endgültige Reduktion, der definitive Schwund der Basalkegel. So mag dieses Stadium eine ausführliche Schilderung erfahren.

Das Verhalten der Augenanlage in ihrer Gesamtheit ist auf Figur 15 zur Ansicht gebracht. Charakteristisch für dieses Stadium sind die grossen Fortschritte, die die Zellen der proximalen Linsenwandung in ihrem Auswachsen zu Linsenfasern gemacht haben, ein Vorgang, der übrigens, wie wir sahen, bereits am 12. Tage eingeleitet ist. Das Auge ist grösser geworden, es tritt nun stark konvex hervor. Die innere Lamelle des Augenbechers erscheint bereits mächtig verdickt, in den Elementen der äusseren bemerken wir bereits allenthalben die Bildung körnigen Pigmentes, so dass diese Lamelle von jetzt an mit Recht den Namen eines Pigmentblattes führen kann. Die Höhle der primären Augenblase ist im Schwunde begriffen; ventral von der Einpflanzungsstelle des Augenstieles liegt bereits ein fast völliger Kontakt der beiden Blätter vor, dorsal dagegen weichen die beiden Blätter noch von dem Rande gegen den Augenstiel hin zunehmend auseinander. Die Aushöhlung des Augenbechers ist jetzt eine gleichmässige geworden, die früheren Einknickungen sind nicht mehr nachweisbar. Die Gruppe der jungen Linsenfasern — so kann man wohl schon die verlängerten Linsenzellen der Proximalwand bezeichnen — bedingen einen polsterartig in den Hohlraum des Linsenbechers hineinragenden Vorsprung, der aber die distale Wand noch nicht erreicht, vielmehr von ihr noch durch einen halbmondförmigen Spaltraum geschieden ist. Durch die Verdickung der proximalen Wand ist jetzt die Linse beträchtlich plumper geworden, doch weist sie noch immer keine regelmässige Kugel- oder Eiform, sondern eine dreieckige Gestalt auf, wenn auch nicht mehr so ausgesprochen, wie früher. Auch fällt ihre schiefe Stellung auf. Es ist dies jenes Stadium der Linsenbildung, das in Figur 10 Tafel I der Rablschen Arbeit wiedergegeben ist.

Fig. 15. Senkrechter Schnitt durch das Auge eines 13tägigen Kaninchenembryos.

Aus einer Frontalserie. Linsenkegel auf der Rückfläche bereits geschwunden; vorderer Glaskörperraum noch vorhanden, mit Glaskörperfibrillen erfüllt, die von kräftigen Basalkegeln ihren Ursprung nehmen. Im hinteren Glaskörperraum regelmässige Druckkreuzung (etwas schematisiert) der radiären und meridionalen Fibrillen. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Ventral wie dorsal ist jetzt die Trennung des vorderen Glaskörperraumes von dem hinteren vollzogen, indem das Mesenchym vor dem Rande des Augenbechers vorbei an den ganzen Umfang des Linsenäquators kreisförmig herangetreten ist. Daneben sehen wir auch schon den Vorgang sich einleiten, wodurch der vordere vergängliche Teil des Glaskörpers dem Schwunde zugeführt wird. Von den Rändern aus beginnt nämlich das umgebende Mesenchym allmählich in diesen schmalen Spaltraum hineinzuwuchern; allerdings hat dieser Prozess auf der vorliegenden Stufe noch nicht grosse Fortschritte gemacht. Als ein schmaler Keil schiebt sich das Bindegewebe von den Rändern her vor die Linse hin, ohne aber zunächst über die peripherische Zone des zwischen dieser und dem Ektoderm befindlichen Raumes hinausgegangen zu sein; auch füllt dieses hineindringende Mesenchym nicht die ganze Tiefe dieses Abstandes aus, sondern schmiegt sich nur der Innenfläche des Ektoderms an, so dass sich dahinter noch immer Glaskörper befindet. Interessant ist es, wenn man die Stelle beobachtet, wo Mesenchym und Glaskörper aneinander grenzen, besonders an der Spitze des eindringenden Bindegewebskeiles: hier findet man einzelne isoliert liegende spindelförmige Mesenchymzellen von Glaskörperfibrillen umgeben. Offenbar kommt diesen Zellen ein aktives Wanderungsvermögen zu, vermöge dessen sie den geringen Widerstand, den das zarte Fibrillengeflecht ihnen entgegensetzt, leicht überwinden. Wir stehen hier einem förmlichen Kampf der Gewebe gegenüber. Mit dem Mesenchym scheint auch schon da und dort ein Gefässspross vor die Linse hineingedrungen zu sein. An der vorderen Fläche der distalen Linsenwand begegnen wir noch immer einer Anzahl von Basalkegeln; ich zählte deren zehn an einem Schnitte. Was aber auffällt, ist der Umstand, dass jene starken peripherischen Kegel, die wir früher wahrnahmen, nicht mehr auffindbar sind, oder nur in einzelnen Schnitten. Trotz ihrer Stärke sind sie wegen ihrer exponierten Lage dem eindringenden Mesenchym zuerst zum Opfer gefallen.

Gehen wir jetzt zur Betrachtung der Verhältnisse im hinteren Glaskörperraum über (Fig. 16). Dieser Raum weist auf dieser Stufe nur eine geringe Zunahme an Umfang auf, die keineswegs proportional ist dem gesamten Wachstum des Auges, wofür die Ursache leicht darin erkannt werden kann, dass die Linse wegen des Auswachsens ihrer distalen Zellen zu Linsenfasern in distal-proximaler Richtung breiter geworden ist und dadurch den Glaskörperraum einengt. Dieser weist jetzt eine regelmässige Sichelform auf, ohne eine Spur der früheren Knickungen. Die Spitzen der Sichel entsprechen den Isthmusgebieten; ventral ist der Isthmus etwas enger als dorsal. Die im Glaskörperraum befindlichen Blutgefässe füllen jetzt, wo sie vorhanden sind, nicht mehr die ganze Tiefe des Raumes aus, sondern schliessen sich mehr und mehr an die hintere Fläche der Linse an, während sich zwischen ihnen und der Innenwand des Augenbechers ein Spaltraum eröffnet.

Das weitaus interessanteste Phänomen, das wir jetzt feststellen können, ist — wie schon früher angedeutet — der nun schon vollendete Schwund der Basalkegel in dem ganzen Gebiete der hinteren Linsenfläche. Vergebens sucht man nach den so zierlichen Vorsprüngen; allenthalben erscheint jetzt die Linse an ihrer Rückseite von der glatten, ununterbrochenen, mittlerweile etwas stärker gewordenen Cuticula lentis, der späteren Linsenkapsel, bekleidet. Wir stehen einer wichtigen Erscheinung gegenüber. Das Fibrillengitter des Glaskörpers hat sich, obgleich im Vergleich zu seinem Verhalten im ausgebildeten Auge noch enorm unentwickelt, von seinem Mutterboden, der Linse, vollkommen abgelöst und ist somit in seinem weiteren Wachstum nunmehr ganz auf sich selbst angewiesen. Selbst die noch auf der unmittelbar vorhergehenden Stufe so kräftig ausgeprägten Äquatorialkegel sind nun völlig der Rückbildung anheimgefallen. Erinnern wir uns daran, dass im Gegensatz zu diesem Verhalten die distale Linsenfläche noch immer, wenn auch nicht mehr so reichlich wie früher, mit Linsenkegeln versehen ist. Dieser Unterschied mag wohl damit zusammenhängen, dass diese Wandung im Vergleich zur proximalen eine spätere Bildung darstellt. Denn die distale Linsenwand, das spätere Linsenepithel, bildet sich nicht, wie man meinen sollte, durch einfache Einkrümmung der schon von vornherein vorhandenen Randgebiete der Linsengrube, sondern entsteht sozusagen als eine Neubildung von diesen Rändern her. Das, was uns auf der ersten Stufe, etwa am Ende des 11. Tages beim Kaninchen, als Linsengrube entgegentritt, liefert in der Folge nicht die ganze Linse, sondern nur deren proximale Wand. So ist es nur natürlich, dass auch die sonstigen Vorgänge an dieser distalen Wand gegenüber der proximalen eine zeitliche Verschiebung zeigen.

Hier möchte ich meine Schilderung unterbrechen und darauf hinweisen, wie es die Tatsache dieser schon auf so früher Stufe erfolgenden Abtrennung des Fibrillengitters von der Linse notwendigerweise mit sich bringen muss, dass eine Untersuchung, die von einem über diesen Zeitpunkt hinausliegenden Stadium ihren Ausgang nimmt, in Bezug auf die Ergründung der Herkunft des Glaskörpergewebes unmöglich zu einem Resultat führen kann. Hat doch der Glaskörper von diesem Momente ab jede Spur abgestreift, die auf seine Entstehung hinweisen würde! Selbst wenn die Untersuchung schon in einem etwas früheren Stadium einsetzt, wo die Reduktion der Linsenkegel bereits begonnen hat, wird eine Ergründung des Sachverhaltes schon Schwierigkeiten begegnen. Nur ein Zurückgreifen auf die allerfrühesten Stufen, auf die Stadien der allmählichen Bildung der Linsengrube kann hier zum Ziele führen. Nun wird es auch klar, weshalb allen Untersuchungen, die mit späteren Stadien begannen, in der Frage nach der Herkunft des Glaskörpers der richtige Sachverhalt verhüllt blieb.

Für das Fasergerüst des Glaskörpers ist aber diese Abtrennung nicht verhängnisvoll. Denn dieses junge Gewebe, das noch den grössten Teil seiner qualitativen und besonders quantitativen Entwicklung vor sich hat, trägt die Fähigkeit in sich, auch nach vollkommener Ablösung von den Zellen, denen es seine Entstehung verdankt, sich selbständig weiter zu vermehren und zu entfalten. Es ist in seinem weiteren Wachstum auf keine ausser ihm selbst gelegene Quelle angewiesen, vielmehr vereinigt es alle Bedingungen zu seiner weiteren Entwicklung in sich; es stellt ein in sich geschlossenes System dar, vergleichbar einem netzförmigen kernlosen Syncitium, das nun, mit der Fähigkeit der Assimilation von Nahrungsstoffen ausgestattet, sich selbst zu nähren und weiter zu entwickeln vermag.

Suchen wir das Fibrillengitter des Glaskörpers in den Schnitten auf, in denen es sich in seiner regelmässigsten Gestalt darstellt (Fig. 16), so lässt sich zunächst konstatieren, dass es entschieden wieder um einiges dichter geworden ist, und gleichzeitig auch um etwas geflechtartiger. Letzteres beruht, wie man sich leicht überzeugen kann, darauf, dass neben den regelmässig verlaufenden Faserkategorien eine Vermehrung der unregelmässigen Nebenästchen erfolgt ist, was teilweise auch die dichtere Beschaffenheit des Gerüstes erklärt. Doch mag hier wieder betont werden, dass bei der Beurteilung dieses geflechtartigen Verhaltens die Möglichkeit immer im Auge behalten werden muss, dass ein derartiger Habitus des Gerüstes teilweise auch durch Schrumpfungen und Zerreissungen der Fibrillen, wie sie selbst die schonendste Behandlung mit sich bringen mag, bedingt oder gefördert sein könnte. Hierfür spricht der Umstand, dass in Präparaten, die im allgemeinen schlecht aussehen, das Bild des Glaskörpers durchweg regelloser erscheint, als in solchen, bei denen sich alle Elemente in einem günstigeren Erhaltungszustand darstellen.

Noch immer ist die primäre vorderste Meridionalfaser leicht zu erkennen, besonders an ihrer Stärke. Sie begrenzt nach hinten den zwischen ihr und der Linse gelegenen, durch seine helle Beschaffenheit auffallenden Perilentikularraum. In diesem Raume breiten sich die Äste der tunica vasculosa lentis aus. So bildet also das System der primären Meridionalfasern gleichsam eine Grenzschichte des Glaskörpers gegen diese Gefässe. Diese liegen also eigentlich nicht im Glaskörpergewebe eingebettet, sondern befinden sich in dem engen Spaltraum zwischen Glaskörper und Linse. Hier wäre die Feststellung dessen einzuschalten, dass die tunica vasculosa lentis lediglich aus Blutgefässen besteht, ohne eine besondere bindegewebige Grundlage, abgesehen natürlich von den vasoformativen Zellen, die man in Verbindung mit den Gefässwandungen wahrnimmt. So handelt es sich also eigentlich nicht um eine „tunica“ vasculosa lentis, sondern nur um eine „rete“. Während sich früher in diesem perilentikularen Spaltraum stellenweise Radiärfäserchen nachweisen liessen, gewahrt man jetzt, auch wenn man die

OPHTHALMIC

zwischen den Blutgefässen gelegenen Abschnitte dieses Raumes ins Auge fasst, nichts mehr von solchen; die früher vorhandenen radiären Fibrillen müssen also hier geschwunden sein; der Raum, der an solchen Stellen sehr eng ist, indem sich die Meridionalfaser fast ganz der Linse anlegt, scheint nur von einer hellen Flüssigkeit ausgefüllt zu sein. Die aus dem Komplex der vordersten Meridionalfasern bestehende vordere Grenzschichte des Glaskörpers stellt die vordere Endigungsstelle der Radiärfasern dar: keine findet mehr ihren Ansatz an der Linse selbst. So hat jetzt der Glaskörper alle seine Beziehungen zu der Linse, aus der er entstanden ist, gelöst und

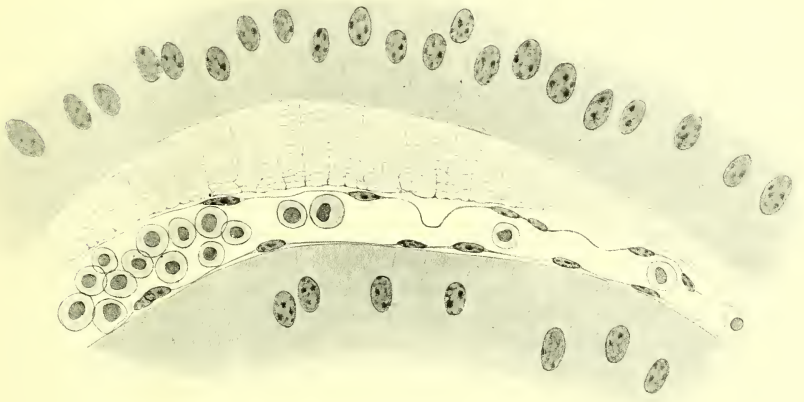

Fig. 16. Teil des Glaskörperraumes mit fibrillärem Inhalte, vom 13 tägigen Kaninchenembryo. Vollkommener Schwund der Basalkegel. Die Blutgefässe liegen in dem zwischen Glaskörper und Linse gelegenen Perilentikularraum. Die regelmässige Architektur des Glaskörpers tritt deutlich hervor. Zeiss, Homog. Immersion 1,5 mm, 130, Comp. Oc. 6.

zeigt viel innigere Beziehungen zu der Netzhaut, oder richtiger zu ihrer Cuticularhaut. An der Netzhaut befestigt sich sein Fibrillenwerk, an ihr findet es seine Stütze und seinen Halt, während mit der Linse nur oberflächliche Kontaktbeziehungen bestehen.

Gehen wir jetzt auf die Verhältnisse des Fibrillengerüstes etwas näher ein. Schon mit mittleren Vergrösserungen erkennt man, dass die Dichtigkeit des Gerüstes nicht an allen Stellen gleich ist. Zunächst lässt sich, wie früher, noch immer eine Aufhellung gegen den Isthmus zu konstatieren; sie beruht, wie es die Beobachtung mit stärkeren Vergrösserungen ergibt, auf der lockeren, faserärmeren Beschaffenheit dieses engen Gebietes des Glaskörperraumes. Es scheint, dass nur ein Teil der Meridionalfasern,

die sich konzentrisch zwischen Linse und Netzhaut aneinander scharen, das Isthmusgebiet erreicht; die meisten hören wohl schon früher auf. Ich möchte auf diesen Nachweis Gewicht legen und zwar aus mehreren Gründen. Erstens, weil sich hier ein gewisser Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Katze ergeben wird; dort zeichnet sich das Isthmusgebiet, wie wir sehen werden, schon zu einer Zeit, da die Linsenkegel noch vorhanden sind, durch seine dichtere Beschaffenheit aus. Zweitens, weil uns die strukturarme Beschaffenheit des Glaskörpers im Isthmus beim Kaninchen einen Beweis liefert gegen die Behauptung Rabls, dass die Entwicklung des Glaskörpers überall von der Gegend des Randes des Augenbechers, also von der Gegend des Isthmus seinen Ausgang nehme, eine Behauptung, mit der wir uns am Schlusse dieser Arbeit noch näher beschäftigen wollen. Drittens, weil sich in der anfänglichen Armut des Isthmus an Glaskörperfibrillen ein Gegensatz zu ergeben scheint zu der Tatsache, dass die Basalkegel der Linsenzellen, wie ich dies schon öfters hervorgehoben habe, gerade in dieser Gegend sich durch besonders kräftige Entwicklung auszeichnen. Der Gedanke, der sich mir anfänglich aufdrängen musste, als ich diese starken Äquatorialkegel als eine konstante Erscheinung feststellen konnte, war der, dass die so auffallend starke Entwicklung dieser Bildungen damit im Zusammenhang steht, dass sich hier ein besonders ausgiebiger Bildungsherd des Glaskörpers befindet. Diese Annahme ergab sich aber als irrig, als ich sah, dass diese Kegel nur eine mässige produktive Tätigkeit in Bezug auf die Bildung von Glaskörperfibrillen entfalten, dass sie allmählich verschwinden, ohne einen besonderen Reichtum von Glaskörperfibrillen zu stande gebracht zu haben. Durch diese Wahrnehmungen musste sich die Ansicht in mir befestigen, dass die so starke Entwicklung dieser Äquatorialstacheln eine auf einem anderen Gebiete liegende Ursache oder Bestimmung haben müsse. Es sei damit nicht gesagt, dass diese Kegel überhaupt keine Glaskörperfibrillen bilden — dagegen spricht ja der Augenschein —, wohl aber könnte der Schwerpunkt ihrer Bestimmung neben dieser Aufgabe anderweitig liegen. Hierbei schwebt mir namentlich die Möglichkeit vor, dass sie dadurch, dass sie die Linsenplatte von den frühesten Stadien an an dem Augenbecherrand befestigen, irgendwelche mechanische Bestimmung erfüllen, die bei der Abschnürung des Linsenbläschens eine gewisse Rolle spielt. Dies ist allerdings nur eine Vermutung, für die ich keinen Nachweis erbringen kann.

Das am meisten in die Augen springende Fasersystem des Glaskörpers wird auch auf dieser Stufe von den Radiärfasern dargestellt. Sie durchsetzen in schöner, regelmässiger, radiärer Anordnung und in ungefähr gleichmässiger Verteilung den Glaskörperraum, um sich in sehr inniger Weise mit der Cuticula retinae zu verbinden. Vorn erfolgt ihr Ansatz an der primären Meridionalfaser und zwar in der Regel mit einer kleinen kegelförmigen Verdickung; an der hinteren Ansatzstelle lässt sich derartiges nicht feststellen. Sie sind nicht von gleicher Stärke; einzelne fallen durch ihr kräftiges Aussehen

auf, die meisten sind sehr zart. Sie lassen einen ziemlich gestreckten Verlauf erkennen; nur an den Stellen, wo sie von Meridionalfasern gekreuzt werden, wobei sie vielfach mit ihnen in Verbindung treten, lassen sie bisweilen eine zackige Abweichung von der geraden Richtung erkennen. Möglicherweise ist diese Erscheinung nur auf die künstliche Retraction der Fibrillen zurückzuführen. Verfolgt man die Reihe der Radiärfibrillen nach vorn zu, so gewahrt man, dass sie gegen die Isthmusgegend hin allmählich spärlicher werden und schon in einiger Entfernung von dem Isthmus bereits vollkommen aufhören. Der Zwischenraum zwischen dem Rande des Augenbechers und dem Äquator der Linse entbehrt vollkommen dieser Faserkategorie, ein Umstand, der, wie wir noch sehen werden, mit Rücksicht auf die Frage nach der Herkunft der Zonulafasern einige Beachtung verdient.

Während die Radiärfasern gegenüber dem vorherigen Stadium keine Vermehrung erkennen lassen, lässt sich eine solche an der zweiten Faserkategorie, den Meridionalfasern, sicher feststellen. Sie sind jetzt bedeutend dichter, als sie auf jener Stufe waren, dabei erscheinen sie zarter und mehr oder weniger geflechtartig angeordnet. Ihre Dichtigkeit nimmt nach wie vor von der Netzhaut gegen die vordere Grenzschichte allmählich zu. Unmittelbar vor der Netzhaut gibt es noch immer überhaupt keine Meridionalfaserzüge, erst in einiger Entfernung vor ihr treten die ersten auf, und zwar in weiten Abständen voneinander; auf diese folgen immer dichter angeordnete parallele Fibrillenzüge. Am dichtesten sind sie ganz vorn an der primären Meridionalfaser. Während es früher noch möglich war, die Zahl der Meridionalfaserlagen wenigstens schätzungsweise anzugeben, ist dies nun nicht mehr möglich, schon aus dem Grunde nicht, da sie, wie erwähnt, an vielen Stellen eine leicht geflechtartige Anordnung erkennen lassen. Im Isthmus befindet sich, wie wir bereits erwähnten, nur eine beschränkte Zahl von Meridionalfibrillen. Man kann sie leicht zählen, es finden sich deren nur acht bis zehn, daher die Helligkeit dieses Gebietes. Verfolgen wir die Art ihrer Endigung vorn an der vorderen Ausmündung des Isthmus, so bemerken wir, dass die medialen, d. h. der Linse näher gelegenen, sofort frei auslaufen; die lateralen dagegen krümmen sich ein wenig um die Übergangsstelle der beiden Blätter des Augenbechers herum und erreichen erst an dieser Stelle ihr Ende, ohne aber mit den hier gelegenen Mesenchymzellen Verbindungen einzugehen.

Das Gesamtbild der Glaskörperstruktur stellt sich jetzt mit mittleren Vergrösserungen betrachtet folgendermassen dar. Den verhältnismässig noch immer engen Glaskörperraum scheint eine fibrilläre Substanz auszufüllen, die bei solchen Vergrösserungen eine zartbläuliche Färbung aufweist und vermöge der zierlichen Durchkreuzung bogenförmig die Linse umkreisender und auf sie rechtwinklig und gestreckt verlaufender radiärer Fibrillen eine regelmässige Architektur zur Schau trägt.

Die Glaskörperzellen haben gegen früher weder in ihrer Zahl noch in ihrer Beschaffenheit Veränderungen erfahren.

Der Zeitraum vom 13. zum 14. Tage bildet für die Entwicklung des Auges eine nicht unwichtige Etappe. Das Auge hat in diesem kurzen Zeitraum fast um das Doppelte an Umfang zugenommen und springt namentlich infolge der kräftigen Entwicklung der Linse als Halbkugel hervor. Statt des Linsenbläschens sehen wir jetzt eine kompakte Linse. Das aus der vorderen Wand des Bläschens hervorgegangene Linsenepithel legt sich in direktem Kontakt dem aus den jungen Linsenfasern bestehenden kugeligen Linsenkörper an. Der Augenbecher erscheint zwar beträchtlich vergrössert gegen vorher, lässt aber in morphologischer Beziehung keinen wichtigeren Fortschritt in seiner Gestaltung erkennen; namentlich ist hervorzuheben, dass sich das Herauswachsen einer pars coeca retinae von dem Rande des Bechers aus noch immer nicht eingeleitet hat. Noch immer reicht die auf die spätere pars optica hinweisende Verdickung des inneren Blattes direkt bis zur Umbiegungsstelle, somit ist es also noch immer die Netzhaut, die sich unmittelbar in das schmale, mit Pigment bereits reichlich beladene äussere Blatt umkrümmt. Ein etwas verschmälerter Isthmus trennt das Randgebiet des Augenbechers von dem Linsenäquator; auf der dorsalen Seite ist er etwas breiter als ventral.

Wenden wir unsere Aufmerksamkeit zunächst der Gegend der distalen Linsenwand zu, so gewahren wir hier gegen früher nicht unwesentliche Änderungen. Das Hineinwuchern des Mesenchymgewebes in den Abstand zwischen Linse und Ektoderm hat beträchtliche Fortschritte gemacht, ohne aber noch immer diesen Raum vollkommen erfüllt zu haben. Zwar hat das Mesenchym in seinem Vorwachsen bereits fast den Mittelpunkt der distalen Linsenwandung erreicht — bloss an einigen wenigen Schnitten, die das Auge gerade halbieren, fehlt es in der Mitte —, doch erfolgt dieses Hineinwachsen nicht in Form einer die ganze Tiefe des Abstandes zwischen Linse und Ektoderm ausfüllenden Schichte, sondern nur in Gestalt einer dünnen Lamelle, die sich unmittelbar der Innenfläche des Ektoderms anschliesst, von der Linse dagegen durch einen Zwischenraum getrennt ist. Dieser vor der distalen Linsenwand befindliche, von zarter fibrillärer Struktur ausgefüllte Glaskörperraum zeigt wohl gegen früher schon eine Reduktion, indem er schmäler erscheint, als auf der früheren Stufe, doch ist er noch immer nachweisbar, vielleicht mit Ausnahme einiger wenigen Stellen ventral von seinem Mittelpunkte, an denen das Mesenchym schon dicht an die Linsenoberfläche herangetreten zu sein scheint. So findet man jetzt, von aussen nach innen gehend, folgende Reihenfolge der Schichten: Ektoderm, Mesenchym, vordere Glaskörperlage, Linsenepithel. Nun wird uns erst ein Bild klar, das uns an den auf gewöhnliche Weise gefärbten Serien des embryonalen Auges auf dieser Stufe stets ent-

gegentritt, ein Bild, für das bisher eine Erklärung nicht gefunden werden konnte: der Befund, dass in solchen Schnitten die zwischen Linsenanlage und Ektoderm befindliche Bindegewebslage, aus der sich in der Folge Hornhaut, Iris und Pupillarmembran zu entwickeln haben werden, der Linse nicht direkt anliegt, sondern von ihr durch einen schmalen, mit der Linse parallelen, scheinbar leeren Spaltraum geschieden ist. Nun erfahren wir erst, dass dieser Raum, der in der Literatur schon in verschiedenen Abbildungen zur Ansicht gebracht ist, so z. B. in den Figuren 24, 25, 27, 102 und 107 der Arbeit von Cirincione, in Wirklichkeit nicht leer ist, wie er zu sein scheint, sondern durch jenen eigenartigen vergänglichen vorderen Glaskörperanteil erfüllt ist, der sich an solchen Präparaten eben nur nicht gefärbt hat. Es ist auffallend, wie lange sich diese vorübergehende Glaskörperschichte auf der Linse erhält, obgleich sie auf dieser Stufe von dem hinteren eigentlichen Glaskörper bereits durch das an den Linsenäquator herangewucherte Mesenchym ganz oder beinahe ganz getrennt ist. Erst am 16. Tage sehen wir sie spurlos untergehen. Zwischen Glaskörper und Mesenchym besteht vor der Linse keine Vermischung, die beiden Gewebe grenzen sich durch eine scharfe Linie, die parallel mit der distalen Linsenfläche verläuft, säuberlich gegeneinander ab.

Untersucht man die Verhältnisse in dem vorderen Glaskörperraum mit der Immersion, so lässt sich folgendes feststellen: Die Linsenkegel sind nun auch hier vollständig geschwunden; das Linsenepithel erscheint jetzt auch vorn von einer ununterbrochenen, stark gefärbten Grenzlinie, der Cuticula lentis, oder sagen wir einfach der vorderen Linsenkapsel, überzogen. Mit dieser stehen in lockerem Zusammenhang die Fibrillen, aus denen sich die vordere Glaskörperschichte morphologisch aufbaut. Sie weisen durch ihre spärliche Zahl, ihre lockere Beschaffenheit und unregelmässige Anordnung bereits auf ihre bald einsetzende Rückbildung hin.

Gehen wir nun auf den eigentlichen, hinteren Glaskörperraum und dessen Inhalt ein. Der Glaskörperraum zeigt, wie schon erwähnt, eine merkliche Zunahme an Tiefe, die aber mit der Vergrösserung des Auges in seiner Gesamtheit nicht im richtigen Verhältnis steht. Jetzt erst weist die Arteria hyaloidea ein freies, von ihrem Eintritt in das Auge zur hinteren Linsenfläche frei durch den Glaskörperraum hinziehendes Stück auf. Noch im vorhergehenden Stadium bestand ein solches nicht, da sich bei der Enge des Raumes das Gefäss sofort der hinteren Linsenfläche anlegte. Eine weitere Veränderung tritt uns in Bezug auf die Gefässe darin entgegen, dass sich nun nicht alle Äste der tunica vasculosa lentis dicht an die hintere Linsenfläche anschliessen, sondern dass sich einige Zweige dieses Geflechtes als rami hyaloidei proprii direkt in die Substanz des Glaskörpers hinein lagern.

Die Radiärfasern lassen gegen früher keine Veränderungen erkennen; noch immer vermisst man sie im Isthmus und in dem unmittelbar dahinter befindlichen Gebiet.

Bezüglich der Meridionalfasern lässt sich feststellen, dass nun ihre Verteilung im Glaskörperraum gleichmässiger geworden ist, indem nun auch im peripherischesten, der Netzhaut zunächst gelegenen Teile des Glaskörpers solche Fibrillen nachweisbar geworden sind.

Bezüglich des Isthmus ist zu bemerken, dass die Dichtigkeit des Glaskörpers in ihm jetzt etwas zugenommen hat, was darauf zurückzuführen ist, dass nun eine grössere Anzahl von Meridionalfasern ihren Weg in dieses enge Gebiet gefunden hat. Auch scheinen die Fibrillen hier eine geringe Verstärkung erfahren zu haben. So kommt es, dass — mit mittleren Vergrösserungen betrachtet — der Isthmus nicht mehr als helleres Gebiet des Glaskörperraumes erscheint, sondern die gleiche Färbung aufweist, wie dessen übrige Teile. Da die Meridionalfibrillen im Isthmus der unregelmässigen Nebenästchen fast vollkommen entbehren und dabei eine parallele Anordnung zeigen, bietet der Isthmus ein einfacheres, übersichtlicheres Bild der Fibrillenanordnung dar, als andere Stellen des Glaskörperraumes. Verfolgen wir die Meridionalfasern des Isthmus nach vorn, d. h. gegen dessen Ausmündung hin, so finden wir, dass die medialen nach wie vor einfach geradlinig enden, die lateralen dagegen sich nach aussen krümmen, um sich an der Umbiegungsstelle der beiden Blätter des Augenbechers ineinander der inneren Lamelle anzuschmiegen, wobei sie sich bereits zu einem kleinen Bündelchen verdichtet zeigen; die Fibrillen dieses Bündels enden aber noch immer mit freien Spitzen vor dem Rande des Augenbechers, ohne sich mit diesem zu verbinden. Die Entstehung dieser Anordnung lässt sich leicht auf die Verhältnisse der Blutgefässe der Isthmusgegend zurückführen. Die aus der tunica vasculosa lentis durch die Spalte des Isthmus nach aussen gelangenden Gefässäste krümmen sich nämlich an der vorderen Isthmusgrenze von der Linse ausgehend bogenförmig um den Rand des Augenbechers herum, ohne allerdings mit letzterem in direktem Kontakt zu stehen, um sich mit dem vor dieser Umbiegungsstelle verlaufenden zirkulären Blutgefässe zu vereinigen. Diese bogenförmige Gefässanastomose ist es, die den aus dem Isthmus etwas hervorragenden Meridionalfasern die nach aussen gekrümmte Richtung aufnötigt und sie so gewissermassen an das innere Blatt des Augenbechers hindrängt.

Indem wir von einer Betrachtung des Verhaltens des Glaskörpers am 15. Tage, zu welcher Periode sich uns keine wesentlichen neuen Momente darbieten, absehen, wollen wir uns dem Bilde zuwenden, das uns beim Kaninchenembryo vom 16. Tage entgegentritt. Das Auge dürfte zu diesem Zeitpunkt gegen den 14. Tag um etwas mehr als ein Drittel gewachsen sein. Nun begegnen wir auch den ersten Anläufen zur Bildung einer pars caeca retinae. Sie lassen sich darin erkennen, dass das innere Blatt des Augenbechers in einiger Entfernung vor seiner Übergangsstelle in das Pigment-

blatt eine mässige Verschmälerung erfährt, während andererseits die äussere Lamelle nicht gleich von der Umbiegungsstelle an jenen schmalen Durchmesser erkennen lässt, der für sie charakteristisch ist, sondern zuerst noch eine Strecke weit eine ziemlich ansehnliche Breite besitzt. Die beiden Blätter sind nun einander fast bis zur Berührung nahegerückt; nur unmittelbar an der Stelle, wo sie ineinander übergehen, am Rande des Augenbechers, weichen sie ein wenig auseinander und bilden so die erste Andeutung jenes in späteren Stadien deutlicher ausgeprägten vergänglichen zirkulären Spaltraumes, den A. Szili[1]) kürzlich beim menschlichen Embryo beschrieben und als Ringsinus bezeichnet hat; richtiger ist wohl die Bezeichnung Ringspalt. In der Netzhaut erkennt man schon eine beginnende Schichtenbildung; deutlich lässt sich nun auch eine zarte Optikusfaserschichte nachweisen, besonders in der Umgebung der Einpflanzungsstelle des Augenstieles. Letzterer führt bereits zahlreiche zarte Nervenfäserchen, die sich in der Peripherie seines Querschnittes aneinander reihen. Das halbkugelförmig hervorspringende Auge erscheint ringsum durch eine tiefe, spaltförmige Zirkulärfurche gegen die Umgebung begrenzt. Die Linse ist beinahe kugelförmig, nur mit geringer Abflachung der hinteren Fläche. Von einer Spalte zwischen vorderem Linsenepithel und Linsenkörper ist kaum mehr etwas wahrzunehmen. Der Isthmus zeigt gegen früher eine weitere Verengerung.

Der vordere Glaskörperraum erscheint in diesem Stadium mitsamt seinem Inhalte spurlos verschwunden. Seine Stelle nehmen jetzt die spindel- und sternförmigen Zellen des Bindegewebes ein, die in breiter Schichte in den Raum zwischen Linse und Ektoderm hineingerückt sind und nunmehr nicht allein dem Ektoderm, sondern auch der Linse direkt anliegen. So hat also jene merkwürdige Glaskörperanlage vor der Linse ihre Rolle ausgespielt. Was die Bedeutung dieser vergänglichen Bildung ist, entzieht sich unserer Beurteilung. Ihr Auftreten ist uns aber ein Beweis dafür, dass die Linse in ihrem ganzen Umfange die Fähigkeit und auch die Tendenz besitzt, Glaskörper zu bilden; während aber am rückwärtigen Teil der Linse diese Fähigkeit auch dauernde Verwertung findet, verhindert es an der vorderen Seite die Ungunst der Verhältnisse der Umgebung, dass diese Fähigkeit zu dauernd bestehenden Bildungen führe. Die Gegenwart der Glaskörperlage an dem vorderen Teil der Linse, einer Stelle, an der sich zunächst kein Bindegewebe befindet, und die auch von dem Retinalblatt des Augenbechers ferngerückt ist, schliesst schon an sich einen vollgültigen Beweis für die Herkunft des Glaskörpers aus den Linsenzellen in sich.

Auf der hinteren Fläche der Linse stellt sich die Linsenkapsel jetzt bereits als eine stärker hervortretende, gewissermassen selbständige Membran dar; natürlich ist sie im

[1]) A. Szili, Beitrag z. Kenntnis d. Anat. und Entwicklungsgeschichte der hinteren Irisschichten, mit besonderer Berücksichtigung des Musc. sphincter pupillae des Menschen. Gräfes Archiv, Bd. LIII, 1900. S. 449.

Vergleich zu ihrem späteren Verhalten noch immer als ausserordentlich dünn zu bezeichnen. Ihre Selbständigkeit kommt auch darin zum Ausdruck, dass sie sich jetzt bei der Anfertigung der Präparate leicht von der Linse abhebt; manchmal findet man in dem hierdurch entstandenen künstlichen Raume eine gerinnselartige Masse. Sie ist hinten etwas stärker, als auf der vorderen Fläche der Linse, ein Verhältnis, das sich später, wie bekannt, umkehrt. Auch die Cuticula retinae weist jetzt eine mässige Verstärkung auf, doch steht sie noch immer hinter der Linsenkapsel etwas an Stärke zurück.

Die Arteria hyaloidea durchsetzt als verhältnismässig starkes Gefäss den Glaskörperraum, um sich an der hinteren Linsenfläche zu dem der Linse sich nun etwas flacher anschmiegenden und dünneren Gefässnetz der tunica vasculosa lentis auszubreiten. Ebenso wie früher, lösen sich auch jetzt noch aus diesem Netz zahlreiche dünne Zweigchen ab, die nach hinten in den Glaskörperraum hineindringen, um sich da, umgeben von den Glaskörperfibrillen, zu verästeln, die meisten in der Nähe der Linse, einzelne weiter hinten, unweit von der Netzhaut. Diese Ästchen hören schon etwas vor der Isthmusgegend auf.

Der Glaskörper präsentiert sich in seiner geschilderten schönen fibrillären Erscheinung. Er ist gegen früher noch geflechtartiger geworden, viele seiner Fäserchen zeigen, mit Immersion betrachtet, einen mehr welligen, unregelmässigen Verlauf. Allem Anscheine nach sind zu den auf der früheren Stufe vorhandenen Fasern zahlreiche ungemein zarte Nebenästchen hinzugekommen, die sich zwischen den anderen Fibrillen unregelmässig hindurchwinden und dadurch die zunehmende geflechtartige Beschaffenheit des Glaskörpers bedingen. Gleichwohl vermögen diese Fibrillen den Eindruck einer regelmässigen Architektur im Bau des Glaskörpers nicht aufzuheben, und immer noch sind es in den Frontalschnitten zwei Hauptrichtungen, die das Bild beherrschen und unser Augenmerk auf sich lenken: die radiäre und die meridionale Richtung.

Die Meridionalfasersysteme durchziehen nach wie vor in schönen konzentrischen Zügen die ganze Tiefe des Glaskörpers, doch fällt auf den ersten Blick auf, dass in Bezug auf ihre Anordnung und Dichtigkeit gegen früher sozusagen eine Umkehrung stattgefunden hat. In früheren Stadien erschienen sie in den peripherischen, der Netzhaut anliegenden Teilen des Glaskörpers spärlich und zeigten von hier nach vorn gegen die Linse zu eine allmählich dichtere Anordnung. Jetzt tritt gerade unmittelbar vor der Retina eine gedrängtere, fast könnte man sagen bündelartig dichte Gruppierung dieser Fibrillen zu Tage. Wir sehen darin die ersten Anläufe zur Bildung einer dichteren Rindenschichte, wie sie bekanntlich dem entwickelten Auge zukommt. Diese Rindenlage ist jedoch nicht entsprechend der ganzen Peripherie des Glaskörpers ausgesprochen, sie fehlt noch in den mittleren Gebieten des Augenhintergrundes und prägt sich mehr nur gegen dessen seitlich gelegene Gebiete allmählich aus. In manchen Schnitten scheint sich diese Rindenlage wie durch eine scharfe, sich als Durchschnitt

einer membranartigen Bildung präsentierende Linie gegen die zentralen Teile des Glaskörpers abzugrenzen. Dass diese Abgrenzung keine zufällige ist, ergibt sich daraus, dass manchmal längs dieser Grenzlinie bogenförmige Gefässästchen verlaufen. In den zentraleren Teilen des Glaskörpers halten die meridionalen Faserzüge verhältnismässig weitere Abstände ein. Die vordere Grenzschichte hat gegen früher keine Fortschritte gemacht, nur wenige Lagen von Meridionalfibrillen schliessen sich der noch immer als scharf gezeichnete Linie hervortretenden primären Meridionalfaser an, um mit ihr zusammen die vordere Grenzschichte des Glaskörpers zu bilden. Der Perilentikularraum kommt auch an den Stellen, wo er nicht durch die in ihm liegenden Gefässe kenntlich gemacht ist, deutlich als schmaler Spalt zwischen Glaskörper und Linse zum Ausdruck.

Von besonderem Interesse sind die Verhältnisse im Isthmus (Fig. 17). Auf den ersten Blick fällt die starke Verdichtung, die jetzt der Glaskörper hier erfahren hat, auf. Sie ist so ausgesprochen, dass man nun diesen Teil des Glaskörpers als den dichtesten bezeichnen kann. Schon mit schwachen Vergrösserungen betrachtet, fällt die dunkle Färbung des Glaskörpers an dieser Stelle auf, die sich dann nach hinten zu allmählich verliert. Diese Verdichtung beruht, wie es die Untersuchung mit der Immersion beweist, in erster Linie auf einer Zunahme der Meridionalfibrillen; denn radiäre Fibrillen fehlen auch jetzt noch in diesem Gebiet. Es muss eine richtige Vermehrung der Fibrillen stattgefunden haben; aus einem einfachen Zusammendrängen der schon vorher vorhandenen Fibrillen lässt sich die Verdichtung nicht erklären, denn dazu ist die Verengerung des Isthmus nicht genügend. Es müssen von dem Hauptteil des Glaskörperraumes her zahlreiche Meridionalfasern in den Raum des Isthmus hineingewachsen sein. An der Stelle des Überganges des Isthmus in den breiteren Teil des Glaskörperraumes bemerkt man, dass die Meridionalfibrillen des Isthmus nicht nur etwa in die Rindenlage übergehen, sondern kelchartig auseinanderweichend sich in gleichmässiger Verteilung in die Meridionalfasern der gesamten Tiefe des Glaskörperraumes fortsetzten. Fasst man aber das Isthmusgebiet näher ins Auge, so gewahrt man, dass die konzentrierte Anordnung der Fibrillen, die in diesem Gebiet die erwähnte dunklere Färbung hervorruft, nicht die gesamte Breite des Isthmus umfasst, sondern dass sich gewissermassen eine Differenzierung des Isthmus in zwei Teile, in einen medialen, der Linse näher gelegenen helleren, und in einen lateralen, der Netzhaut anliegenden dichteren Abschnitt vollzogen hat. Die Fibrillen des medialen Teiles zeigen eine verhältnismässig lockere Anordnung und laufen vorn nebeneinander frei aus. Anders die Fibrillen der lateralen Hälfte des Isthmus: diese zeigen von hinten nach vorn eine allmählich konzentriertere Anordnung, so dass sie sich in der vorderen Abteilung des Isthmus bereits zu einem fast kompakten Bündelchen verdichtet zeigen, worin die einzelnen Fibrillen kaum mehr auseinanderzuhalten sind. Verfolgt man nun dieses Bündelchen weiter, so

findet man, dass es sich nach vorn zu dem inneren Blatte des Augenbechers mehr und mehr anlegt und schliesslich dicht am freien Rande des Augenbechers in einer Anheftung an diesem Blatt sein Ende findet. Man kann die Sachlage auch in umgekehrter Richtung beschreiben und wird damit vielleicht ein anschaulicheres Bild der Verhältnisse vermitteln. Man kann nämlich sagen, in der Nähe der Übergangsstelle der

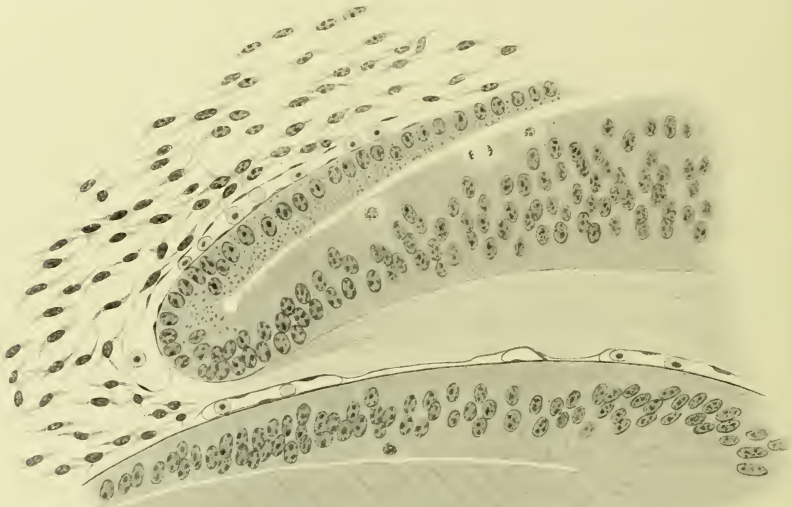

Fig. 17. Aus dem Auge des 16tägigen Kaninchenembryos.

Gegend des „Isthmus", d. h. des Zwischenraumes zwischen Linsenäquator und Randgebiet des Augenbechers. Vordere Ausmündung des Glaskörperraumes. Im Isthmus tritt das aus Glaskörperfibrillen bestehende „Isthmusbündel" deutlich hervor. Deutliche vordere Grenzschicht, scharf begrenzter Perilentikularraum, in dem die Äste der tunica vasculosa lentis liegen. Vor dem Rande des Augenbechers Mesenchym. Leitz, Obj. 8, Oc. 1. Einzelheiten bei Immersionsvergrösserung eingezeichnet.

beiden Lamellen des Augenbechers ineinander entspringt am Innenblatt ein kompaktes Bündelchen von Glaskörperfibrillen, das den Isthmus durchzieht, wobei es etwas lockerer und breiter wird und das, in den weiten Teil des Glaskörperraumes eingetreten, sich fächerartig in die konzentrischen Züge der Meridionalfasern, die sich zwischen Linse und Netzhaut in regelmässigen Kreisen aneinander schliessen, aufsplittert. Wir haben nun ein Bild vor

OPHTHALMIC HOSPITAL

uns, das eine gewisse, allerdings entfernte, Ähnlichkeit mit der Abbildung zeigt, die Retzius in Figur 10 Tafel XXXII seiner Glaskörperarbeit von der Anordnung der Glaskörperfibrillen im Froschauge gegeben hat, einer Abbildung, der Rabl eine grosse Bedeutung beilegt, indem er die in dieser Abbildung wiedergegebenen Verhältnisse als einen Beweis für die Annahme heranzieht, dass die Fibrillen des Glaskörpers von einer dem Rande des Augenbechers nahegelegenen Stelle der Netzhaut entstehen. Aus den im vorhergehenden wiedergegebenen Befunden ergibt sich aber, dass diese Anordnung wenigstens beim Kaninchen keine primäre ist, sondern das Ergebnis einer sekundären Gruppierung der Meridionalfibrillen, eine Anordnung, die sich erst lange nachdem sich der Glaskörper bereits angelegt hat, einstellt. Ja, die dichtere Anordnung der Fibrillen im Isthmus überhaupt ist eine sekundäre Erscheinung, sie löst erst nachträglich einen Zustand ab, während dessen der Isthmus hinter den weiter hinten gelegenen Teilen des Glaskörpers in Bezug auf seinen Faserreichtum wesentlich zurücksteht. Es wird sich noch Gelegenheit bieten, auf diesen Gegenstand zurückzukommen. Eines sei hier besonders hervorgehoben: die Anheftung des Bündels vorn an der Netzhaut ist keineswegs als eine richtige Verwachsung mit den cellulären Elementen der Netzhaut aufzufassen, sondern lediglich als eine sehr innige Verklebung mit der Cuticula retinae, die auch hier die Netzhaut ununterbrochen überzieht, ja selbst eine gewisse Verstärkung gegen ihre weiter hinten gelegenen Abschnitte erkennen lässt. So bildet jene Membran eine deutliche Grenzmarke zwischen Netzhaut und jenem Fibrillenbündel. Ich habe das Verhalten der Meridionalfibrillen im Isthmus in Figur 17 wiederzugeben versucht.

Die allmählichen Stufen des Vorgangs, wodurch diese Verschmelzung erfolgt, haben wir bei der Schilderung der vorhergehenden Bildungsstadien des Glaskörpers gesehen. Wir sahen, wie das Isthmusbündel beim 14tägigen Kaninchen infolge einer bestimmten Anordnung der aus dem Isthmus hervortretenden Gefässe allmählich zur Netzhaut hingedrängt wird und wie es sich mehr und mehr der diese bekleidenden Cuticula anlegt. Die letzte Etappe dieses Vorgangs tritt uns am 16. Tag entgegen: jetzt ist diese Anlagerung bereits zu einer Verwachsung geworden. Diese Verschmelzung ist durchaus zu vergleichen mit der allerdings auf einer vorhergehenden Stufe erfolgenden, aber ebenfalls sekundären Vereinigung der radiären Glaskörperfibrillen mit derselben Membran.

Es wäre noch schliesslich die Wahrnehmung zu verzeichnen, dass die in dem medialen, weniger dichten Abschnitt des Isthmus befindlichen Fasern nicht mehr wie früher ganz ohne Seitenästchen sind, sondern dass man an ihnen jetzt schon feine Zweigchen wahrnehmen kann, wodurch sich die Nachbarfasern geflechtartig miteinander verbinden.

Kehren wir von dem Isthmus wieder zu dem Hauptteil des Glaskörpers zurück und betrachten wir die Anordnung der Glaskörperfibrillen in der unmittelbaren Umgebung der

Arteria hyaloidea. Es ist von vornherein klar, dass dieses den Glaskörper durchsetzende Gefäss auf die Anordnung der Fibrillen nicht ohne Einfluss bleiben kann. In früheren Stadien, wo diese Arterie kaum noch ein freies, von der Netzhaut zur Linse hinziehendes Stück besass, ist eine solche Beeinflussung natürlich nicht wahrnehmbar. Erst am 16. Tage lassen sich die ersten Spuren jener Gruppierung der Glaskörperfibrillen in der Umgebung der Arteria hyaloidea erkennen, die zur Bildung eines „Glaskörpertrichters“ führt. Das Wesentliche dieses Vorgangs besteht darin, dass sich die Fibrillen in der Umgebung der Arterie zu einer förmlichen Begrenzungshaut verdichten, wodurch ein trichterförmiger Raum in den zentralen Teilen des Glaskörpers umgrenzt wird. Dieser Raum ist aber etwas umfangreicher als die Arterie und ihre Verästelung, er fasst ausser ihr noch Glaskörpergewebe in sich. Wie gesagt, gelangen am 16. Tage erst die ersten Andeutungen der Bildung dieser Grenzschichte zur Beobachtung. Immerhin aber lässt sich schon jetzt so viel feststellen, dass es im wesentlichen Meridionalfasern sind, insbesondere solche, die in der Nähe der Linse verlaufen, die durch ihre Rückwärtsbiegung und geflechtartige Anordnung zur Bildung dieser Grenzschichte führen. Sie verlaufen entlang der Arterie zu der Stelle hin, wo sie das Auge betritt, und scheinen sich dort an die Cuticula der Netzhaut zu befestigen. Immerhin sind diese Grenzfasern auf dieser Stufe noch weder scharf ausgesprochen noch zahlreich zu nennen, so dass man annehmen muss, dass sich ein richtiger Glaskörpertrichter, falls er beim Kaninchen, wie es wahrscheinlich ist, vorhanden ist, erst in den auf diese Stufe folgenden Stadien deutlicher entwickelt. Ich werde noch Gelegenheit haben, das Verhalten des Glaskörpertrichters in einem etwas besser entwickelten Zustande aus dem Auge anderer Embryonen zu beschreiben.

Eine kleine Beobachtung möge hier noch Platz finden. Untersucht man genau die in dem Glaskörpergewebe eingebetteten Vasa hyaloidea propria, so findet man an den Stellen, wo diese Gefässe an Querschnitten vorliegen, dass die Glaskörperfibrillen in der unmittelbaren Umgebung dieser Querschnitte eine radiäre Anordnung oder wenigstens Andeutungen einer solchen erkennen lassen, oder dass sie manchmal wie in zwei einander gegenüberliegende Büschel gruppiert sind. Diese Anordnung kommt nicht bei jedem Gefässe zur Beobachtung und ist überhaupt schwach ausgeprägt. Sie würde offenbar auch meiner Aufmerksamkeit entgangen sein, wenn ich nicht durch gewisse analoge, viel mehr in die Augen fallende Beobachtungen beim menschlichen Fötus, über die ich in der weiteren Folge berichten werde, darauf hingelenkt worden wäre.

Fassen wir schliesslich die Zellgebilde ins Auge, die der Glaskörper in diesem Stadium in sich birgt. Es sind zwei Zellformen im Glaskörper nachweisbar. Wir haben zuerst die vasoformativen Zellen, d. h. die Elemente der Gefässsprossen, die sich an die Blutgefässe an der hinteren Linsenwand und im Glaskörper anschliessen. Sie gehören selbst-

verständlich nicht eigentlich dem Glaskörper an. Hat der Schnitt einen derartigen, aus vasoformativen Zellen bestehenden Kegel quer getroffen, so können diese Zellen als isoliert liegende Elemente imponieren; durch die Untersuchung der Nachbarschnitte erst klärt sich der Irrtum auf. Die vasoformativen Zellen sind übrigens leicht kenntlich durch ihren regelmässigen ovalen, verhältnismässig grossen Kern und den ebenfalls regelmässig geformten, spindelförmigen Zellkörper. In der zweiten Gattung, den eigentlichen Glaskörperzellen, begegnen wir alten Bekannten. Sie weisen noch in jeder Beziehung dieselben Verhältnisse auf, wie auf der früheren Stufe: noch immer zeigen sie jene eigenartigen, oft geradezu abenteuerlichen Formen ihres Zellkörpers und ihres Kerns, die ihnen das Gepräge von Wanderzellen verleihen, obgleich sie, wie es die früheren Darlegungen zeigten, auf diese Bezeichnung durchaus keinen Anspruch erheben können. Ihre Zahl ist auch jetzt noch sehr gering; man muss immer noch sehr nach ihnen fahnden, um welche zu finden, bestenfalls begegnet man zwei oder drei auf einem Schnitte. Immerhin könnte ich die Frage nicht bestimmt verneinen, ob sie gegen das Stadium etwa am 11. Tage keine Vermehrung zeigen. Mitosen habe ich an diesen Zellen weder in diesem Stadium, noch an anderen von mir untersuchten Serien jemals beobachtet. Möglich, dass sie sich amitotisch teilen; die Formen ihres Kerns und Zellkörpers sind so mannigfaltig, dass man nicht in Verlegenheit kommen würde in der Suche nach Formen, die sich als Beweise für eine solche Art der Teilung benützen lassen könnten. Mit den Fibrillen des Glaskörpers haben diese Zellen nach wie vor keinen Zusammenhang.

Um über einige Verhältnisse Klarheit zu gewinnen, habe ich vom 16tägigen Kaninchenembryo auch Schnittserien angefertigt, die das Auge äquatorial, d. h. dem Linsenäquator parallel, treffen. Die Augenachsen nehmen zu diesem Zeitpunkt nicht mehr eine ganz transversale, nach aussen gerichtete Stellung ein, sondern lenken mit ihrem äusseren Ende schon etwas nach vorn ab, was die richtige Einstellung beim Schneiden etwas erschwert. Um richtige Äquatorialschnitte zu gewinnen, musste die Schnittrichtung einer Ebene entsprechen, die den Embryo der Länge nach trifft, aber nicht gerade in die Sagittalebene, sondern in eine sich mit dieser schief kreuzenden Ebene fällt. Die so gewonnenen Präparate verlohnten vollauf die darauf gewendete Mühe, indem sie mir die Kenntnis einer neuen Tatsache vermittelten: der Tatsache, dass im Bereich des Isthmus ausser den Meridionalfasern um diese Zeit ein zweites System von Glaskörperfibrillen angelegt ist, Fibrillen, die zirkulär den Linsenäquator umkreisen. Wann diese Faserkategorie in die Erscheinung tritt, vermag ich nicht sicher anzugeben, doch scheint es mir, dass sie später entstehen, als die meridionalen und radiären Fibrillen. Wenigstens vermisse ich im Isthmus auf früheren Stufen vollkommen die Faserquerschnitte, die auf die Gegenwart dieses Systems von Fibrillen hinweisen würden. Immerhin muss ich zugeben, dass meine Untersuchungen hier eine kleine Lücke aufweisen, deren Ausfüllung

späteren Studien vorbehalten bleiben muss. So viel liess sich sicher feststellen, dass dieses Fasersystem zu dieser Periode beim Kaninchen noch auf den Isthmus beschränkt ist: dicht hinter dem Isthmus verlieren sich schon die konzentrischen Faserringe. In ihrer Gegenwart erkennen wir ein weiteres Moment, das uns das Dichterwerden der Glaskörperstruktur im Isthmus erklärt.

Hier mögen noch einige weitere Wahrnehmungen Platz finden, die mir bei der Betrachtung dieser Äquatorialserie des Auges entgegentraten. Sehr schöne Bilder weisen die der Isthmusgegend entnommenen Schnitte vom Perilentikularraum auf, der hier die Linse in Form eines regelmässigen, zusammenhängenden, von der scharfen Linie der Grenzschicht begrenzten Spaltes umfasst. Im Perilentikularraum reihen sich in regelmässigen Abständen gleichmässig um den ganzen Linsenäquator angeordnet die Querschnitte der aus der tunica vasculosa lentis nach aussen führenden Gefässe aneinander. Sie beschränken sich alle streng auf diesen Raum, der ausser ihnen, wie es scheint, nur noch etwas lymphatische Flüssigkeit, keineswegs aber Glaskörperfibrillen enthält.

Das Bild des Glaskörpergerüstes ist in den Schnitten, die das Auge hinter der Linse treffen, natürlich höchst unregelmässig, indem beide dominierende Fasersysteme, die radiären wie die äquatorialen, auf Querschnitten oder schiefen Durchschnitten vorliegen. Um so zweckmässiger ergibt sich diese Schnittrichtung für das Studium des Glaskörpertrichters, doch lässt sich über die diesbezüglichen Verhältnisse bei der erst beginnenden Bildung einer derartigen Anordnung nichts Bestimmtes feststellen.

Hier brechen meine Untersuchungen am Kaninchenembryo ab. Eine Ausdehnung meiner Forschungen auf spätere Stadien lag nicht in meiner Absicht, die bloss darauf ausging, die Frage nach der Herkunft des Glaskörpers zu ergründen. Auch schien mir hier durch die Arbeit von Retzius, die hauptsächlich spätere Fötalstadien berücksichtigt, das Wesentlichste bereits geleistet zu sein. Ich möchte hier nur noch einige Beobachtungen an Katzenembryonen, Rindsföten und menschlichen Föten anschliessen, die mir einerseits dadurch von Interesse zu sein schienen, dass sie dieselben Verhältnisse, die ich soeben am Kaninchen beschrieben habe, bei anderen Tieren beleuchten, andererseits aber durch Berücksichtigung späterer Stadien den oben erwähnten Mangel meiner Untersuchungen am Kaninchenembryo teilweise ergänzen sollen.

2. Katzenembryonen.

Es stehen mir für diese Untersuchungen fünf Serien von Katzenembryonen verschiedenen Alters zur Verfügung. Bis auf eine sind alle anlässlich dieser Studien angefertigt und nach den in der Einleitung mitgeteilten Methoden behandelt worden. Wir wollen uns auf die Beschreibung von dreien dieser fünf Serien beschränken.

Bei dem 8 mm langen Katzenembryo (Tafel I Fig. 1) erscheint die Linse von dem Ektoderm noch immer nicht völlig abgeschnürt. Allerdings liegt sie ihrer Abschnürung schon recht nahe, indem das Linsenbläschen nach aussen nur noch eine kleine Öffnung zeigt, die gerade nur an einigen Schnitten der Serie zur Anschauung kommt. Man würde aber fehlgehen, wenn man auf dieses Verhalten hin annehmen wollte, dass das Auge in seiner Gesamtentwicklung dem Zustande des Kaninchenauges etwa am 12. Tage, dem Zeitpunkt der beginnenden Abschnürung des Linsenbläschens entspricht. Denn trotz der noch vorhandenen Öffnung des Linsenbläschens weist das Auge und selbst die Linse bereits einen Entwicklungsgrad auf, der einem vorgeschritteneren Zustand des Kaninchenauges konform ist, einem Zustande, der über den Abschnürungsvorgang bereits hinaus liegt und etwa dem 13. Tage entspricht. Die Linse weist auf dem frontalen Schnitte dieselbe dreieckige Gestalt auf, wie beim Kaninchen im entsprechenden Stadium (in der Abbildung ist diese Gestaltung nicht erkennbar, da sie einen Horizontalschnitt darstellt). In der dorsalen Hälfte der proximalen Linsenwandung haben sich die Zellen schon ansehnlich verlängert, so dass sich dieser Abschnitt bereits in Form eines mässig starken Polsters in den Hohlraum der Linsenanlage hineinwölbt. Ein Unterschied gegenüber dem Kaninchen gibt sich darin zu erkennen, dass die Öffnung des noch nicht völlig abgeschnürten Linsenbläschens genau in der Mitte der distalen Linsenwandung liegt und nicht excentrisch in deren ventralstem Abschnitt wie bei jenem. Trotzdem besteht auch hier ungefähr dieselbe Verschiedenheit in dem Verhalten der beiden die Öffnung begrenzenden Falten der Linsenwand und des Ektoderms, der dorsalen und der ventralen, wie bei dem Kaninchen. Denn auch hier weist die Dorsalfalte infolge des parallelen Verlaufes ihrer beiden Blätter eine mehr vorhangartige Beschaffenheit auf, während die ventrale durch das winkelige Zusammentreffen der beiden Blätter einen mehr dreieckigen Durchschnitt erkennen lässt. Der Augenbecher schliesst noch einen mässig breiten Rest des ursprünglichen Hohlraumes der Augenblase in sich; ventral erscheint dieser schmäler als dorsal. Im äusseren Blatte erkennt man die ersten Spuren der Pigmentbildung; sie beschränkt sich erst auf eine kurze Strecke in der Nähe des freien Randes des Augenbechers. Auffallend ist die Tiefe des Glaskörperraumes: er zeigt einen Umfang, der selbst den beim 16tägigen Kaninchen übertrifft. Es mag dies die Folge der relativ schwachen Entwicklung der Linse sein; man kann sich in der Tat auch leicht überzeugen, dass die Linse im

Vergleich zum Auge in seiner Gesamtheit eine auffallend geringe Fläche in Anspruch nimmt. Damit im Zusammenhange erscheint auch der Isthmus etwas breiter, als beim Kaninchen. Durch diese frühzeitige starke Entwicklung des Glaskörpers dürfte das Auge des Katzenembryos für die Erforschung der allerersten Stadien der Glaskörperbildung ein sehr günstiges Objekt darbieten; leider standen mir jene Stadien nicht zur Verfügung.

Mit der bedeutenden Ausdehnung des Glaskörperraumes kontrastiert nun auffallend seine Armut an Gefässen. Die Entwicklung der inneren Gefässe des Auges liegt hier noch so weit zurück, dass selbst eine tunica vasculosa lentis nicht in die Erscheinung getreten ist. Das ganze innere Gefässsystem beschränkt sich auf die verhältnismässig dünne Arteria hylaoidea, die durch die Augenspalte den Glaskörperraum betritt und sich zur hinteren Linsenfläche begibt, um sich an ihr in einen dorsalen und ventralen Ast zu teilen. Diese beiden Äste endigen aber schon nach einer ganz kurzen Strecke blind, ohne den Isthmus zu erreichen und auf diesem Wege mit den das Auge von aussen umgebenden Gefässen in Verbindung zu treten. Diese blinde Endigung schien mir anfangs etwas unwahrscheinlich, doch habe ich mich von der Richtigkeit dieser Angabe durch eine sehr genaue Untersuchung überzeugen können. Wir haben also ein sehr frühes Bildungsstadium der Augengefässe vor uns, ein Stadium, das bei dem Kaninchen sozusagen gar nicht zur Wahrnehmung gelangt, denn sobald bei diesem Tiere die Arteria capsularis in den Spaltraum zwischen Linsengrube und Augenbecher hineindringt, was am 12. Tage erfolgt, sehen wir auch schon, dass sich das Gefäss in eine Anzahl von Ästen verteilt, die sich sämtlich mit den das Auge von aussen umgebenden Blutgefässen sofort in Verbindung setzen. Diese so schwache Entwicklung der Augengefässe beim Katzenembryo ist ein weiteres Moment, das die Untersuchung der Glaskörperentwicklung bei der Katze günstig beeinflussen muss. Es sei hier darauf hingewiesen, dass, wenn wir die Gefässarmut des Augeninnern dem relativ so starken Entwicklungszustand des Glaskörpers entgegenstellen, wir einen Beweis dafür erhalten, wie wenig begründet es ist, den Glaskörper, wie es vielfach geschehen ist, in genetischen Zusammenhang mit den in das Auge eindringenden Blutgefässen zu bringen. Es könnte nun die Frage auftauchen, wie es komme, dass bei diesem relativen Mangel der inneren Blutgefässe das Auge dennoch einen so fortgeschrittenen Entwicklungszustand aufweist. Die Erklärung hierfür ist darin gegeben, dass die auf der Aussenfläche des Augenbechers befindlichen Gefässe um so stärker entwickelt sind. Wir sehen eine ganze Anzahl von parallelen Gefässringen das Auge in äquatorialem Verlaufe umkreisen, im dichtesten Anschluss an das äussere Blatt des Augenbechers; die vorderste dieser Circulararterien liegt vor dem Rande des Augenbechers: diese ist es, die später die abführenden Gefässe der tunica vasculosa lentis aufnimmt. Diese äusseren Gefässringe liefern offenbar das Nahrungsmaterial für die bereits so vorgerückte Entwicklung des Auges und namentlich des Glaskörpers, das bei

anderen Tieren, wie beispielsweise beim Kaninchen, von den im Innern des Auges befindlichen Gefässen geliefert wird. Es wird sich übrigens in der Folge zeigen, dass diese Rückständigkeit in der Entwicklung der inneren Augengefässe bei der Katze nur eine zeitweilige ist.

Der grosse Glaskörperraum setzt sich zu beiden Seiten der Linse durch den verhältnismässig breiten Isthmus in einen schmalen vorderen Glaskörperraum fort, der die beiden von dem Ektoderm und der distalen Linsenwand gebildeten Falten vollkommen ausfüllt; nur an der Basis der Falten bemerken wir, dass das Mesenchym an der innern Fläche des Ektoderms in Form eines schmalen keilförmigen Fortsatzes in diesen Zwischenraum hineinzuwuchern beginnt. Besonders ist dies ventral der Fall. So erscheint die Linsenanlage auch bei dem Katzenembryo in ihrem ganzen Umfange, auch auf ihrer dem Ektoderm zugewandten Seite, von einer zusammenhängenden, aus Fibrillen zusammengesetzten Glaskörperschichte umhüllt. Diese Glaskörperumhüllung ist merkwürdigerweise gerade dort am dichtesten und daher auch am dunkelsten gefärbt, wo sie vergänglich ist, nämlich an der distalen Linsenwand.

Linse wie Netzhaut erscheinen von einer deutlich hervortretenden, mit Hämatoxylin tief dunkel gefärbten cuticularen Grenzlinie überzogen; an der Linse erscheint diese Linie etwas stärker als an der inneren Augenbecherwand. An der Cuticula retinae lässt sich eine bemerkenswerte Erscheinung feststellen: eine deutliche, sich allmählich einleitende Verdickung im Bereich des Isthmus, unweit von dem Umbiegungsrande des Augenbechers; an der Konvexität der Becherlippe nimmt die Membran wieder eine schwächere Beschaffenheit an und wird beim Übergange in das äussere Blatt sehr unscheinbar.

Die Cuticularlinie der Linse ist aber nicht ununterbrochen; denn im ganzen Umkreise des Linsenbläschens erscheint sie stellenweise durch zierliche, deutlich hervortretende, sehr regelmässige Basalkegelchen durchsetzt, an deren Basis sich das Häutchen, ebenso wie beim Kaninchen, verliert, was hier wegen der verhältnismässig stärkeren Beschaffenheit der Cuticula besonders klar festzustellen ist. Diese Kegel sind allerdings nicht besonders zahlreich, und besonders scheinen sie an der hinteren Linsenfläche bereits einer gewissen Reduktion unterlegen zu sein. Immerhin kann man hier noch 15 und mehr in einem Schnitte zählen, auch ohne Hinzurechnung der in der Äquatorialgegend der Linse wahrnehmbaren. Letztere zeichnen sich auch hier durch besonders kräftige, stachelartige Beschaffenheit aus. Auch die ganze distale Linsenwand vom Äquator bis an den Rand der Linsenöffnung ist reichlich mit Linsenkegeln besetzt, wobei die Richtung der Kegel in derselben Weise, wie es beim Kaninchen beschrieben wurde, vom Mittelpunkte nach der Peripherie dieser distalen Wand hin eine zunehmend schiefe ist.

Der Glaskörper stellt sich als ein Komplex dicht angeordneter zarter Fibrillen dar. Auf den ersten Blick schon tritt eine bestimmte Architektur deutlich zu Tage durch

Hervortreten der zwei Hauptrichtungen, der radiären und der meridionalen. Mit grosser Schärfe markiert sich die vorderste Meridionalfaser, die unter Anschluss einiger weiterer Lagen analoger Meridionalfasern eine schon mit schwacher Vergrösserung in die Augen springende Grenzschichte des Glaskörpers bildet; sie liegt der Linse fast ganz dicht an, so dass nur ein äusserst schmaler, auch hier sich durch seine hellere Beschaffenheit kennzeichnender Perilentikularraum vorhanden ist. Auf das deutlichste erkennt man die Einmündung der Linsenkegel in die primäre Meridionalfaser. Auch die Äquatorialkegel sind schon über das Stadium hinaus, wo sie sich noch an dem Becherrand befestigten; auch sie endigen nunmehr in einer Verbindung mit der primären Meridionalfaser, die sich sogar über den Isthmus hinaus etwas auf die distale Linsenfläche verfolgen lässt. Der nahe Anschluss der primären Meridionalfaser an die Linse ist hier durch den Mangel eines rete vasculosum lentis bedingt.

Diese Verhältnisse sind mit Hilfe starker Vergrösserungen festgestellt worden. Wendet man schwache Vergrösserungen an, so stellt sich der Glaskörper als eine scheinbar diffus, in zart hellblauem, von der Färbung der übrigen Teile des Schnittes verschiedenem Farbenton tingierte Füllmasse des verhältnismässig weiten Raumes zwischen Linse und Netzhaut dar. Überaus handgreiflich tritt schon bei solchen Vergrösserungen die Tatsache hervor, dass sich der Glaskörper nicht auf die Rückfläche der Linse beschränkt, sondern sich in einer schmalen Schichte auch auf deren vordere, noch unvollständige Wand erstreckt. Als dichteste Partie des Glaskörpers ergibt sich schon hierbei die aus Glaskörperfibrillen bestehende Füllmasse zwischen dieser distalen Wand und dem Ektoderm, sowie auch das ganze Gebiet des Isthmus. In dem Masse, wie sich das schmale Isthmusgebiet nach hinten allmählich erweitert, hellt sich die tiefblaue Färbung auf und geht nach und nach in die sehr zarte, nur leicht angedeutete bläuliche Färbung des hinteren Abschnittes des Glaskörpers über. Die Anwendung der Immersionsvergrösserung lässt erkennen, dass die dunklere Färbung des Glaskörpers im Isthmus und vorn hauptsächlich durch die konzentrierte Anordnung der in den Isthmus eintretenden Meridionalfasern bedingt ist; in der engen Passage des Isthmus drängen sich diese hinten in weiteren Abständen verlaufenden Fibrillen dichter zusammen und bedingen dadurch die grössere Dichtigkeit und den satteren Farbenton.

Wir haben also bei dem jungen Katzenembryo ein Verhalten des Isthmus, das bei dem Kaninchen erst in einem späteren Stadium, nämlich am 16. Tage, ausgeprägt ist. Erst an diesem Tage konnten wir dort eine Verdichtung des Isthmusanteils des Glaskörpers feststellen. Wie beim Kaninchen, so muss auch für die Katze angenommen werden, dass diese gedrängtere Anordnung des Glaskörpers im Isthmus keine von Anfang an bestehende, sondern bloss eine sich sekundär einleitende Erscheinung darstellt. Radiärfibrillen kommen hier im Isthmusgebiet ebensowenig zur Anschauung, wie bei dem Kaninchen.

Fassen wir nun den Hauptteil des Glaskörpers ins Auge, so fällt die Gleichmässigkeit der Färbung dieses ganzen Gebietes auf, namentlich der Mangel jeglicher Andeutung einer Rindenschichte. Die Verteilung der Meridionalfasern über die Tiefe dieses Raumes ist eine gleichmässige zu nennen.

Von besonderem Interesse muss hier die Untersuchung der Zellen sein, die der Glaskörper beherbergt, namentlich aus dem Grunde, weil angesichts der noch verhältnismässig geringen Entwicklung der im Innern des Auges befindlichen Blutgefässe eine Herkunft der Glaskörperzellen aus den Blutgefässen, sei es aus deren Wandung, sei es aus deren Inhalte, bestimmt auszuschliessen ist. Im allgemeinen ist der Glaskörper auch hier an Zellgebilden ausserordentlich arm, immerhin gelingt es, auf jedem Schnitte bei sorgfältiger Durchsuchung des Glaskörperraumes eine bis fünf Zellen zu finden. Sie können eine beliebige Stelle im Glaskörperraume einnehmen, am häufigsten aber begegnet man ihnen in der Tiefe des Augenbechers. Durch ihren dicht strukturierten, intensiv gefärbten Kern treten diese Elemente auf der zart fibrillären Unterlage des Glaskörpers lebhaft hervor.

Fig. 18. Glaskörperzellen (Mesenchymzellen) aus dem Glaskörper eines 8 mm langen Katzenembryos.
Die einzelnen Zellen sind teilweise aus verschiedenen Schnitten abgebildet. Zeiss, Homog. Immersion 1,5 mm, 130, Comp. Oc. 6.

Untersuchen wir diese Zellen auf ihre Form und sonstigen Eigenschaften (Fig. 18), so lässt sich feststellen, dass wir ganz genau dieselben Zellgattungen vor uns haben, die wir beim Kaninchen als Glaskörperzellen beschrieben haben. Wieder ist es die ausserordentliche Unregelmässigkeit und Mannigfaltigkeit der Gestalt, die uns fesselt. Niemals umfasst das Zellprotoplasma den Kern in abgerundeter Form, sondern erscheint in der wechselvollsten Weise verzerrt, oft in lange schmale Lappen zerklüftet, die sich weiter teilen können und die niemals zugespitzt auslaufen, sondern mit kleinen kolbigen Verdickungen enden. Man kann daher diese Verzerrungen des Zellkörpers, mögen sie noch so lang sein, nicht als Fortsätze bezeichnen; immer bekommt man mehr den Eindruck, dass es sich hierbei nicht um eigentliche Auswüchse eines zentralen Zellkörpers, sondern um peripherische Verschiebungen des Zellplasmas im ganzen handelt, wobei der Kern stellenweise fast ganz unbedeckt bleiben kann. Neben den ganzen Zellen findet man auch zahlreiche Zellfragmente, abgeschnittene lappenförmige Auswüchse der mit ihrem Hauptteil in den Nachbarschnitten gelegenen Zellen: diese Fragmente stellen sich als kleine Klumpen und Kugeln dar. Auch die Kerne dieser Zellen weisen, wie schon beim Kaninchen geschildert, eine grosse Unregel-

mässigkeit der Gestalt auf; sie sind als klein zu bezeichnen, wodurch sich die Zellen auch leicht von den Endothelzellen der Arteria hyaloidea und den sich an diese anschliessenden sehr spärlichen gefässbildenden Elementen unterscheiden lassen.

Ebenso wie beim Kaninchen muss ich auch hier die Anschauung vertreten, dass diese Zellen, trotz ihrer ausgesprochenen amöboiden Gestalt, nicht für eigentliche Wanderzellen zu halten sind, sondern im Gegenteil für sehr sessile Elemente, für Zellen, die schon von allem Anfang an zwischen Linse und Augenblase ihre Lage haben und diese ihre Lage auch bei der Einstülpung des Augenbechers und der Linsenplatte behaupten, also für Reste der ursprünglichen bindegewebigen Zwischenschichte zwischen Augenblase und Ektoderm. Da wir derartigen Formen des Zellkörpers und Zellkernes bei den übrigen Mesenchymzellen nicht begegnen, so scheint es naheliegend, diese eigenartigen Gestaltungen mit den speziellen Bedingungen, unter denen sich diese Zellen befinden, in Zusammenhang zu bringen, d. h. anzunehmen, dass diese Formationen durch die Bildung der Glaskörperfibrillen in ihrer Umgebung veranlasst werden. Eine solche Anschauung kann aber nur in einer allgemeinen Fassung hingestellt werden, denn wenn wir im speziellen versuchen, die Form der Zellen mit der Anordnung der sie umstrickenden Fibrillen in Einklang zu bringen, so scheitert dieser Versuch bald; es zeigt sich, dass sich die Zellen in der Aussendung ihrer lappigen Auswüchse keineswegs an die Hauptrichtungen der sich kreuzenden Glaskörperfibrillen halten, sondern sich vielmehr über die räumlichen Verhältnisse des sie umgebenden Gerüstes einfach hinwegsetzen. Ein Zusammenhang des Protoplasmas dieser Zellen mit den Fibrillen des Glaskörpers besteht hier ebensowenig, wie beim Kaninchen. Sie stellen sich durchaus als fremde Einlagerungen in das Fibrillenwerk dar.

Bei dem 12 mm langen Katzenembryo erscheint das Auge beträchtlich gewachsen; die Linse stellt ein annähernd kugelförmiges Gebilde dar, dessen Hohlraum durch die stark ausgewachsenen Linsenfasern bis auf eine schmale, halbmondförmige Spalte ausgefüllt ist. In seiner Entwicklungsstufe entspricht das Auge etwa dem des 15tägigen Kaninchenembryos. Von dem vorderen Glaskörperraum ist nun nichts mehr zu sehen, eine Mesenchymlage, an den Seiten breiter, nach der Mitte zu sich allmählich verschmälernd, füllt jetzt den Zwischenraum zwischen Ektoderm und Linse aus und legt sich auch der vorderen Linsenfläche in ihrer ganzen Ausdehnung an. Wir haben die Bindegewebslage vor uns, woraus sich der grösste Teil der Cornea, der Iris und die Pupillarmembran zu entwickeln haben werden; von einer spaltförmigen Anlage der vorderen Kammer ist natürlich in diesem Stadium noch nichts zu sehen. Der Glaskörperraum zeigt gegen früher nicht nur keine Zunahme, sondern erscheint im Verhältnis zur Gesamtentwicklung des Auges fast noch ein wenig eingeengt; es erklärt sich dies daraus,

dass die Linse, die vorher in ihrem Wachstum verhältnismässig zurückgeblieben war, mittlerweile das Versäumte energisch nachgeholt und dadurch eine gewisse Raumbeschränkung hervorgerufen hat. Das Gefässsystem in dem Innern des Auges lässt gegen früher wesentliche Fortschritte erkennen, befindet sich aber noch immer im Rückstande gegen das Verhalten der analogen Gefässe beim gleichstufigen Kaninchenembryo. Die nun etwas stärker gewordene Arteria hyaloidea teilt sich schon etwas vor der hinteren Linsenfläche in einige divergierende Äste, die dann an die Linse herantreten und sich an ihr auch schon zu einer netzförmigen tunica vasculosa lentis ausbreiten; das Gefässnetz hat jedoch in seiner Ausdehnung eine mittlere Zone der hinteren Linsenfläche noch kaum überschritten und liegt noch weit von der Äquatorialgegend der Linse entfernt. Nur einige spärliche Abflusswege führen aus der Anlage des Gefässnetzes durch den Isthmus hindurch zu den vor dem Rande des Augenbechers zirkulär verlaufenden äusseren Ästen. Von Interesse ist, dass wir hier gerade das Stadium vor uns haben, wo sich der Schwund des Kerns der roten Blutzellen einleitet. Ein grosser Teil dieser Elemente erscheint bereits kernlos.

Die Linsenkapsel — so können wir jetzt mit Recht die Cuticula lentis nennen — lässt in ihrem ganzen Umfange, und besonders auf der Rückfläche der Linse, eine beträchtliche Verstärkung erkennen. Von Linsenkegeln ist nunmehr keine Spur vorhanden, weder auf der Rückfläche der Linse, noch viel weniger natürlich auf ihrer distalen Wand. Die Abtrennung des Glaskörpergerüstes von seinem Mutterboden ist also bereits abgeschlossen und das Gerüst in seinem weiteren Wachstum auf sich selbst gestellt. Die Cuticula retinae ist im Vergleich zu der schon verhältnismässig stark hervortretenden Linsenkapsel schwach zu nennen; sie hat gegen früher entschieden keine Fortschritte gemacht, ist aber genau so ununterbrochen an allen Stellen, auch im Isthmusgebiet, wie früher.

Über die Verhältnisse der Glaskörperfibrillen, ihre Anordnung, ihre verschiedene Dichtigkeit, ist gegenüber dem vorhergehenden Stadium kaum etwas mitzuteilen. Wir haben ein feines Geflechte zarter, leicht welliger, vielfach auch geknickt verlaufender Fibrillen vor uns. Die Fäserchen sind von etwas verschiedener Stärke; die allerfeinsten entziehen sich beinahe der Wahrnehmung. Man kann sie im allgemeinen als glatt bezeichnen, jedenfalls fehlen stärkere Varicositäten und „Knotenpunkte“. Die zwei bekannten Hauptrichtungen fallen auch hier deutlich ins Auge. Isthmusverdichtung und vordere Grenzlinie zeigen ein unverändertes Verhalten; als einzige Veränderung gegen früher wäre zu erwähnen, dass sich hier die ersten Anzeichen der Bildung eines Glaskörpertrichters nachweisen lassen, indem sich einzelne Meridionalfasern, die unweit hinter der vorderen Grenzschichte verlaufen, längs der Arteria hyaloidea nach rückwärts krümmen, um sie bis zum Augenhintergrund zu begleiten. Zu einer besonderen Grenzschichte ist es aber hier noch nicht gekommen.

Aus den mir zur Verfügung stehenden Serien von Katzenembryonen greife ich schliesslich noch ein drittes Stadium heraus, die Serie eines 15 mm langen, also gegenüber dem vorhergehenden wenig vorgeschrittenen Embryos. Bei diesem Embryo, dessen Frontalserie bereits aus Anlass früherer anderweitiger Untersuchungen vorhanden war, führte die nachträgliche Überfärbung mit Hämatoxylin eine prächtige Darstellung des Fibrillengerüstes herbei. Figur 2 auf Tafel II veranschaulicht das Bild, das diese Präparate darbieten. Das Gerüst erscheint in seiner vollen Dichtigkeit und mit allen seinen feinsten Elementen auf dem Schnitte. Von einer Schilderung des Gesamtzustandes des Auges kann ich absehen, weil hier gegen das vorher geschilderte Stadium keine wesentlichen Änderungen bestehen. Das einzige, was hervorzuheben wäre, ist, dass sich nun das Gefässnetz an der hinteren Linsenfläche in Kontinuität bis zum Linsenäquator verfolgen lässt; auch lassen sich schon einzelne, wenn auch spärliche Ästchen nachweisen, die aus diesem Netz rückläufig in die Substanz des Glaskörpers hineindringen. Dass wir hier das Stadium vor uns haben, da sich die inneren Gefässe des Auges energisch entfalten, beweist der Umstand, dass sich an die Gefässe vielfach kegelförmige Ansammlungen von vasoformativen Zellen, Gefässsprossen, anschliessen.

Auffallend ist die sehr starke Zunahme, die die Linsenkapsel hier erfahren hat. Auf der Rückseite der Linse, wo sie etwas kräftiger ist als vorn, besitzt sie bereits einen Durchmesser von 2 μ; als intensiv dunkel gefärbte, glatte und überall gleichmässig dicke Grenzhaut scheint sie sich jetzt schon gewissermassen von der Linse zu emanzipieren, nicht in dem Sinne einer Ablösung, denn überall sieht man sie mit der Linse innig verwachsen, wohl aber in Bezug auf ihre morphologische Erscheinung, d. h. sie macht nicht mehr bloss den Eindruck einer cuticularen Grenzlage der Linsenzellen, sondern mehr schon einer Bildung für sich. Auch an der Cuticula retinae lässt sich eine geringe Verstärkung nachweisen.

Die in grosser Menge vorhandenen, dem Glaskörper ein zierliches, gestreiftes Aussehen verleihenden Radiärfasern erscheinen in den Präparaten auffallend gestreckt und glatt — offenbar liegt dies an der besonders günstigen Fixierung des Auges. Sie durchziehen, nicht von der Linsenkapsel, sondern von der vorderen Grenzschichte des Glaskörpers ausgehend, in höchst regelmässiger Anordnung den Glaskörperraum und lassen sich immer bis dicht an die Netzhaut verfolgen, richtiger bis an die Cuticula retinae, an der sie sich ansetzen, und zwar einfach, ohne eine Verdickung aufzuweisen; nur in seltenen Fällen kann man an ihren Insertionsstücken eine kleine dreieckige Verbreiterung erkennen. Ihr Verhalten ist von dem der Meridionalfasern wesentlich verschieden, da sie niemals bündelartig angeordnet sind, niemals Geflechte miteinander bilden, ja sich gegenseitig sogar niemals berühren, sondern immer einzeln, in gewissen Abständen voneinander den Glaskörperraum durchsetzen, wobei sie in ihrer Verlaufsrichtung streng darauf achten,

stets einen auf die Netzhaut und damit auch auf die Oberfläche des Auges senkrechten Verlauf einzuhalten, ein Umstand, der besonders deutlich auf die mechanische Bestimmung dieser Fasern hinweist. Die Radiärfasern erscheinen im allgemeinen nicht unbeträchtlich stärker, als die Meridionalfasern. Sie hören schon vor dem Isthmus auf; in dem Mangel radiärer Fasern im Isthmus treffen sich Katzen- und Kaninchenembryo.

Gehen wir auf das Verhalten der zweiten Hauptfaserkategorie, der Meridionalfasern, über, so ist zunächst hervorzuheben, dass sich nun auch eine etwas dichtere Ansammlung solcher Elemente an der Peripherie des Glaskörpers, somit also die Bildung einer Glaskörperrinde einzuleiten beginnt. Freilich ist diese Erscheinung noch sehr wenig ausgesprochen und man kann diese dichte Gruppierung der Fasern vor der Netzhaut gerade nur an denjenigen Schnitten feststellen, die durch die mittleren Gebiete des Auges hindurchgehen und die Netzhaut dadurch senkrecht treffen. Es liegt auf der Hand, dass bei einem schiefen Durchschnitt der Rindenschichte ihre Elemente aufgesplittert erscheinen müssen und sich daher die Gegenwart dieser peripherischen Verdichtung nicht so deutlich offenbaren wird.

Eine vordere Grenzschichte des Glaskörpers ist unverkennbar überall vorhanden, doch ist sie allenthalben mehr nur durch eine scharfe Linie, als durch eine mit der hinteren Verdichtung vergleichbare dichtere Zone gebildet; sie wird durch die primäre Meridionalfaser und einige wenige sich geflechtartig an sie anschliessende Faserlagen dargestellt. Auch der schmale Perilentikularraum fehlt nicht, doch kommt hier etwas Auffallendes zur Beobachtung, wodurch sich der Katzenembryo vom Kaninchenembryo wesentlich unterscheidet. Die Äste des Gefässnetzes an der hinteren Fläche der Linse verschmähen nämlich diesen Raum, sie liegen nicht oder nur zu einem kleineren Teile in ihm, die meisten nehmen schon den Glaskörper selbst in Anspruch, allerdings nur dessen vordersten Teil. So liegt also die Grenzschichte des Glaskörpers nicht hinter dem Gefässnetz, wie beim Kaninchen, sondern unmittelbar vor ihm. Auch darin kommt eine bisher nicht beobachtete Erscheinung zum Ausdruck, dass in den mittleren Schnitten der Augenserie auf der rückwärtigen Seite des Gefässnetzes durch Verdichtung der hier verlaufenden Meridionalfasern gleichsam eine zweite Grenzschichte zu Tage tritt, allerdings nicht in so stark ausgeprägter Form, wie die vordere.

Charakteristisch für die Meridionalfasern ist der wellige Verlauf, der, wie es scheint, mit der fortschreitenden Entwicklung immer mehr und mehr zunimmt, und ebenso der nicht streng parallele, sondern mehr geflechtartige Habitus. Sehr deutlich kommt zur Beobachtung, dass ihre Durchkreuzungen mit den Radiärfibrillen nicht nur einfache Überlagerungen sind, sondern vielfach organische Verwachsungen, was ja schon aus der beim Kaninchen geschilderten Entwicklungsweise der sekundären Meridionalfibrillen hervorgeht. Die Verwachsung äussert sich an vielen Stellen auch dadurch, dass die Radiärfasern an der Kreuzungsstelle eine kleine seitliche Ablenkung erfahren.

Die Verdichtung der Meridionalfibrillen im Bereich des Isthmus ist noch schärfer ausgeprägt als früher, doch lässt sich hier derselbe Unterschied feststellen, der sich bei dem Kaninchen zwischen dem 14. und 16. Tage nachweisen liess. Während im vorhergehenden Stadium die Verdichtung des Glaskörpers den Isthmus gleichmässig erfüllte, konzentriert sich jetzt die dichtgedrängte Fasermasse zu einem Bündelchen, das nicht mehr die ganze Breite des Isthmus in Anspruch nimmt, sondern sich mehr und mehr an dessen Netzhautseite anschliesst, einwärts ein etwas faserärmeres helleres Gebiet freilassend. Dieses Bündelchen bietet genau dasselbe Bild dar, wie es beim 16tägigen Kaninchen geschildert wurde; es wird allmählich nach vorn etwas gedrängter, legt sich der Netzhaut innig an und endigt in einer Insertion an ihr, nahe zur Stelle, wo sich das innere Blatt in das äussere Blatt des Augenbechers umkrümmt, an manchen Schnitten sogar an der Umbiegungsstelle selbst. Die Anwendung starker Immersionslinsen lässt keinen Zweifel über die Art und Weise dieser Insertion. Keineswegs handelt es sich um einen Übergang der Fibrillen in das Protoplasma der hier gelegenen Bildungszellen der Netzhaut, sondern nur um einen Übergang in die Cuticula retinae, und auch dieser Übergang ist nicht als ein spurloses Aufgehen aufzufassen, sondern mehr als eine sehr innige Verklebung substantiell verschiedener Teile miteinander. Dies ergibt sich klar aus dem Färbungseffekt an der fraglichen Stelle; denn während die Cuticula retinae hier eine intensiv blaue, fast schwarze Färbung zeigt, weisen die sich an ihr anheftenden Glaskörperfibrillen bis zuletzt trotz ihrer dichten, ja fast kompakten Anordnung eine hellere bläuliche Färbung auf, so dass die Cuticularhaut trotz des Anschlusses des Fibrillenbündels ihre scharfe Konturlinie bewahrt. Dadurch ist es auch nur möglich, festzustellen, dass sie an der betreffenden Stelle, ebenso wie dies schon bei dem jüngeren Katzenembryo der Fall war, eine geringe Verstärkung erfährt. So ist also nicht nur jeder Verdacht einer Durchsetzung dieser Haut durch Glaskörperfibrillen, sondern auch die Möglichkeit vollkommen ausgeschlossen, dass diese Membran etwa bloss aus einer Verfilzung von Glaskörperfibrillen entstanden sein könnte. An Schnitten, die das Isthmusgebiet und die Randteile des Augenbechers schief durchsetzen, sind diese Verhältnisse allerdings weniger klar, doch habe ich auch an solchen Schnitten niemals Bilder vor mir gehabt, durch die die Vorstellung eines substantiellen Zusammenhanges zwischen Glaskörperfibrillen und Netzhautzellen Nahrung hätte erhalten können.

Ein Fortschritt ergibt sich in Bezug auf die nun zunehmende Ausprägung eines Glaskörpertrichters, d. h. eines den Stamm und die ersten Äste der Arteria hyaloidea umfassenden, besonders strukturierten Abschnittes des Glaskörpers. Der Ausdruck Trichter ist jetzt in der Tat angemessen, indem das Gebiet der Arteria hyaloidea vermöge ihrer schon vor ihrem Anschluss an die Linse erfolgenden kelchartigen Verästelung einen kegelförmigen Raum in Anspruch nimmt. Was auf der vorigen Stufe nur in Andeutungen

vorlag, kommt jetzt in greifbarer Klarheit zur Anschauung: die Bildung einer dieses Gebiet begrenzenden besonderen Schichte, entstanden hauptsächlich durch Umbiegung meridional verlaufender Glaskörperfibrillen und durch Verstärkung und bündelartige Konzentration derselben. Das Hauptkontingent dieser Begrenzungsfasern bilden jene Fasern, die die direkte Fortsetzung jener sekundären vorderen Grenzschichte darstellen, die sich, wie oben beschrieben, auf dieser Stufe hinter dem Netze der hier schon innerhalb des Glaskörpers gelegenen tunica vasculosa lentis herausgebildet hat. Ja, es hat den Anschein, als wäre diese neue Verdichtungszone nichts anderes, als eine vordere Fortsetzung und Ausbreitung der Grenzschichte des Glaskörpertrichters. Dazu ist freilich zu bemerken, dass auch noch anderweitige, etwas weiter hinten in ihrem Verlaufe auf das Gebiet der Arteria hyaloidea stossende Meridionalfasern an der Bildung dieser Grenzschichte teilnehmen und zu ihrer Verstärkung beitragen. Hervorzuheben ist, dass sich die beschriebene Grenzschichte der Arteria hyaloidea und ihren Ästen nirgends direkt anlegt, sondern von deren Wandung überall durch einen Zwischenraum geschieden ist. Der Raum, der dadurch innerhalb des Trichters um die Arterie herum und zwischen ihren Ästen zu stande kommt, ist nun nicht etwa von Flüssigkeit ausgefüllt, sondern weist ebenfalls typisches Glaskörpergewebe, nämlich feine geflechtartige Fibrillen auf, deren Hauptrichtung eine axiale, d. h. mit dem Stamme der Arteria hyaloidea parallele ist. Die Grenzschichte nimmt von vorn nach hinten allmählich an Schärfe und deutlicher Ausprägung zu, was sich aus der dichteren Verfilzung der sie bildenden Fibrillen leicht erklären lässt. Auf eine Verklebung einer Anzahl von Fibrillen lassen sich wohl auch jene eigenartigen dicken, an elastische Fasern erinnernden, welligen Fasergebilde zurückführen, die man in der Nähe der Netzhaut in der Wandung des Glaskörpertrichters jetzt auftreten sieht. Die Fibrillen der Grenzschichte scheinen in der Weise zu endigen, dass sie sich an der Stelle, wo die Arteria hyaloidea den Glaskörperraum betritt, an der Cuticula retinae befestigen.

3. Rindsföten.

Von Embryonen des Rindes standen mir zwei Serien zur Verfügung, an denen die Färbung des Glaskörpergewebes vorzüglich gelang. Die Augen dieser Embryonen, von denen der eine 17 mm, der andere 19 mm mass, weichen in ihrem Entwicklungsgrade nicht wesentlich voneinander ab, so dass ich die bei ihnen beobachteten Verhältnisse zusammenfassend darstellen kann. Das Auge des Rindsembryos weist auf dieser Stufe einzelne sehr charakteristische Kennzeichen auf, wodurch es leicht von den Augen anderer gleich entwickelter Embryonen unterschieden werden kann. Es springt, wie es die umstehende Figur 19 zeigt, sehr stark hervor und ist gegen die umgebende Hautstrecke durch eine

spaltartige, tiefe Zirkularfurche abgegrenzt. Auffallender und charakteristischer ist aber die polsterartige, breite, durch keine auf die Bildung der vorderen Kammer hinweisende Spalte getrennte Mesodermschichte vor der Linse, die in der Mitte am breitesten ist und sich seitlich gegenüber dem Rand des Augenbechers beim Eingang in die erwähnte Zirkularfurche beträchtlich verdünnt. Die umfangreiche Linse erscheint bereits kompakt, von leicht ovaler, hinten etwas abgeflachter Gestalt. Im Augenbecher ist die Trennung in eine pars optica und eine pars caeca (Rabl) noch nicht angebahnt, d. h. es ist eine pars ciliaris aus dem Rande des Augenbechers noch nicht hervorgewachsen. In der innersten Lage der Netzhaut tritt bereits eine deutliche Opticusfaserschicht hervor, die gegen die Einpflanzungsstelle des Augenstieles eine Zunahme an Dicke zeigt. Bemerkenswert ist auch, dass der Rand des Augenbechers mit dem Linsenäquator an einer vor der Kernzone oder dem „Linsenwirbel" gelegenen Stelle in direkte Berührung tritt, selbstverständlich mit Ausnahme der Stellen, wo Gefässäste zwischen beiden hindurchgehen; aber auch an solchen Stellen weichen Augenbecher und Linse nur so weit auseinander, um dem Ästchen den Austritt zu gestatten. Da aber dieser Kontakt nicht in Form einer flächenhaften Anlagerung des ganzen Randgebietes erfolgt, sondern nur in einem Anschluss des vordersten Punktes des Augenbechers an die Linse, ist trotzdem ein Isthmus vorhanden, der aber natürlich nicht, wie bei den bisher beschriebenen Embryonen, eine nach vorn geöffnete enge Passage, sondern einen schmalen, lang ausgezogenen, nach hinten offenen, vorn aber geschlossenen Winkel darstellt.

Die Linsenkapsel erscheint verhältnismässig dünn; von Basalkegeln der Linsenzellen ist natürlich nirgends mehr eine Spur vorhanden. Das Gefässnetz an der Rückfläche der Linse dürfte jetzt auf dem Höhepunkt seiner Entwicklung stehen, die tunica vasculosa lentis umfasst die hintere Linsenfläche in gleicher Dichtigkeit bis zum Äquator, wobei sie einzelne Äste in den Glaskörper hineinsendet, die sich besonders gegen den Isthmus zu bis hart an die Netzhaut heranschlängeln können. Der Glaskörperraum ist schon beträchtlich tief.

Betrachten wir das Auge mit schwachen Vergrösserungen, so fällt sofort ein Umstand auf, der — wie es scheint — für den Rindsfötus charakteristisch ist. Er besteht in der ausnehmend dichten Beschaffenheit des Glaskörpers im Isthmuswinkel. Diese Verdichtung ist so ausgesprochen, dass sich diese Stelle schon an Präparaten, die nach der gewöhnlichen Methode gefärbt sind, diffus gefärbt erweist, auch wenn der übrige Glaskörper vollkommen ungefärbt geblieben ist. An Schnitten, die nach der von uns befolgten starken Hämatoxylinfärbung hergestellt sind, erscheint der Isthmus wie durch eine dunkle homogene Masse erfüllt, deren Färbungsintensität nach vorn gegen die geschlossene vordere Spitze des Winkels stärker wird, nach hinten dagegen etwas abnimmt. Das Auffallendste aber ist, dass diese dunkle, dicht strukturierte Partie des Glaskörpers in

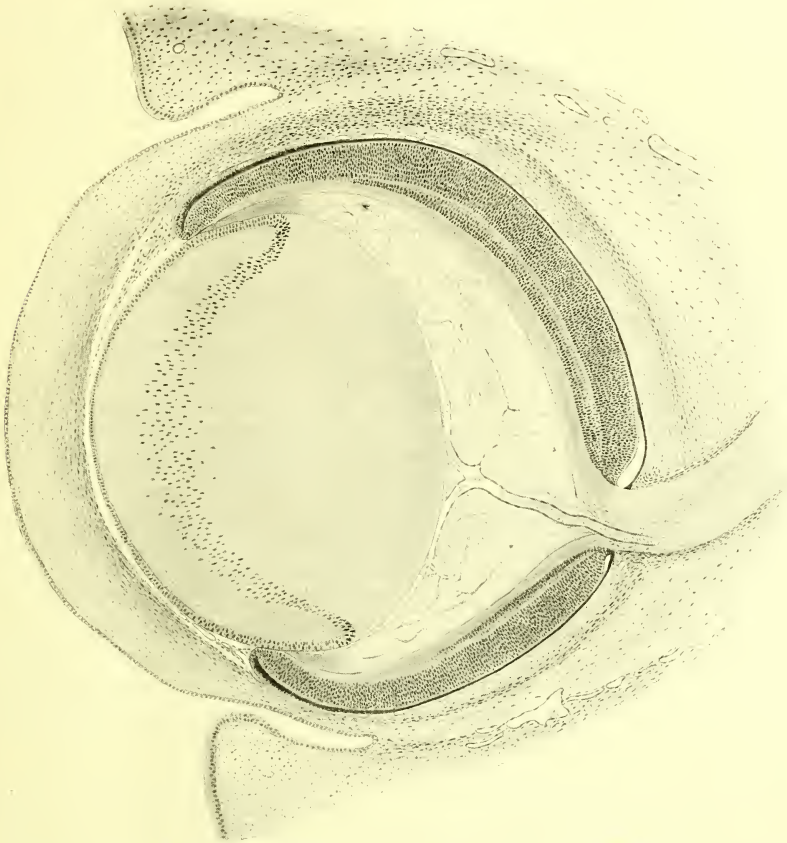

Fig. 19. Senkrechter Schnitt durch das Auge eines 19 mm langen Rindsfötus.
Fibrillärer Aufbau des Glaskörpers, etwas schematisiert. Dichte fibrilläre Füllmasse im Isthmus. Deutlicher Glaskörpertrichter. Vorn bereits Andeutungen einer Membrana pupillaris; vorderer Glaskörper geschwunden. Leitz Obj. 3, Oc. 1; die Einzelheiten sind teilweise bei Anwendung einer stärkeren Vergrösserung eingetragen.

dessen hinteren, helleren Anteil niemals stufenweise, allmählich übergeht, wie dies bei dem Kaninchen und bei der Katze auf den entsprechenden Stadien der Fall war, sondern dass dieser Übergang ziemlich plötzlich erfolgt; ja in manchen Schnitten scheinen sich die

beiden Gebiete wie durch eine scharfe Linie gegeneinander abzugrenzen. Die Dichtigkeit der Anordnung veranlasst es wohl, dass im vorderen Teil des Isthmus diese Substanz — auch mit Immersion betrachtet — nicht in einzelne Fibrillen aufgelöst werden kann. Dass hier trotzdem nichts weiter als eine ausserordentlich innige Aneinanderlagerung von Fäserchen vorliegt, ergibt sich daraus, dass weiter hinten, wo sich das Gewebe dieser Ausfüllungssubstanz doch ein wenig auflockert, der Nachweis ihrer fibrillären Zusammensetzung stets gelingt. Ein ganz ähnliches Bild, wie das eben geschilderte, gibt Cirincione in Figur 106 seiner zitierten Arbeit von dem 6.9 mm langen menschlichen Embryo. Auch dort erscheint der Zwischenraum zwischen Linse und Augenbecher durch eine ganz homogene dunkle Substanz ausgefüllt, mit dem einzigen Unterschied, dass der Isthmus hier nicht wie beim Rinde geschlossen, sondern vorn offen ist. Man sieht in der Zeichnung ganz deutlich die Grenzlinie zwischen dem aus dem Isthmus etwas hervorragenden Glaskörper und dem davor lagernden Mesenchym. So scheint sich der menschliche Embryo durch die besonders dicht gedrängte Beschaffenheit des Glaskörpers in dem Spaltraum zwischen Linsenäquator und Netzhaut an den Rindsembryo anzuschliessen.

Das Fibrillengerüst des Glaskörpers im hinteren breiten Teile des Glaskörperraumes erscheint beim Rindsembryo etwas lockerer, als bei dem Kaninchenembryo; dicht an der konvexen, der Netzhaut zugekehrten Oberfläche des Glaskörpers sehen wir eine ziemlich dichte Gruppierung der Meridionalfibrillen. Man kann diese Anordnung aber nicht eigentlich als Glaskörperrinde bezeichnen, denn die zusammengedrängten Fibrillen nehmen nur ein sehr schmales saumförmiges Gebiet in Anspruch. Es handelt sich abweichend vom Kaninchen- und Katzenembryo nicht so sehr um eine Rinde, als vielmehr um eine schmale peripherische Verdichtungszone. Am stärksten macht sie sich in der Tiefe des Augenhintergrundes bemerkbar, um sich in der Richtung gegen die spätere ora serrata hin allmählich zu verlieren. Auch eine vordere Grenzschichte lässt sich nachweisen, wenn auch nicht besonders scharf. Sie begrenzt den Perilentikularraum, in dem wieder, abweichend von der Katze, die Hauptmasse der Blutgefässe an der hinteren Linsenfläche lagert.

Die Abgrenzung des Glaskörpertrichters ist ziemlich ausgesprochen. Auch hier sind es von vorn nach hinten umbiegende Meridionalfasern, die an seiner Begrenzung den Hauptanteil haben. Ebensowenig, wie bei dem im vorhergehenden beschriebenen Stadium vom Kaninchen und der Katze, kann davon die Rede sein, dass das Gebiet des Trichters nach aussen durch eine scharfe, membranartige Bildung abgeschlossen sei; hier wie dort handelt es sich um gewisse stärker hervortretende, geflechtartige, Fasersysteme, die jene Abgrenzung bewirken, die aber sowohl nach aussen mit dem übrigen Teil des Glaskörpers, wie auch nach innen mit dem Fibrillensystem, das sich im Innern des Trichters befindet, kontinuierlich zusammenhängen. Auch hier liegt diese Grenzschichte dem

Blutgefäss nicht unmittelbar an, sondern umgibt es in Form einer etwas weiten, nach vorn offenen Düte.

Der Glaskörper erscheint auch hier an Zellgebilden arm. Abgesehen von den leicht erkennbaren vasoformativen Zellen, die sich überall an die Blutgefässe anschliessen und mit anderen ihresgleichen kettenartig anastomotisch verbunden sind, findet man nur die bekannten amöboid aussehenden Glaskörperzellen, und zwar nie mehr als drei bis vier in je einem Schnitte.

4. Mensch.

Zum Schlusse mögen noch einige Beobachtungen an menschlichen Föten Platz finden. Das Material, das mir in dieser Hinsicht zur Verfügung stand, ist allerdings wenig ausgiebig: ich kann nur über die Wahrnehmungen an den Augen eines 8 cm und eines 12 cm langen Fötus berichten. Ich habe es zwar nicht an Eifer fehlen lassen, meine Untersuchungen auch auf den Menschen auszudehnen, doch hatte ich leider bloss Misserfolge zu verzeichnen, namentlich bei jüngeren Stadien. Es ist mir bei solchen Embryonen niemals gelungen, befriedigende Fixierungen des Glaskörpers zu erzielen, stets traten Schrumpfungen dieses Gewebes ein, so dass ich es für zweckmässig hielt, im Interesse der Sicherheit und Dauerhaftigkeit meiner Angaben, von einer Verwertung der Mehrzahl der vom menschlichen Material gewonnenen Präparate, und sollte sich daran auch das eine oder andere interessante Detail erkennen lassen, abzusehen. Es liegt dieser Misserfolg wohl an nichts anderem, als an dem Umstand, dass uns die menschlichen Embryonen und Föten in der Regel nicht in jenem tadellos frischen Zustande in die Hände gelangen, der für eine gelungene Darstellung des Glaskörpers eine Vorbedingung zu sein scheint.

Auch die zwei Serien, die der nachfolgenden Beschreibung zu Grunde liegen, sind nicht aus Anlass dieser Untersuchungen angefertigt worden, sondern stammen aus der Sammlung des unter meiner Leitung stehenden Instituts. Die Präparate sind Frontalschnitte des Kopfes. Die Augen nehmen zu dieser Periode bereits eine Stellung ein, die sich der gerade nach vorn gerichteten nähert; immerhin besteht aber noch eine geringe Ablenkung der optischen Augenachsen nach aussen, sozusagen ein geringer Strabismus divergens. Die Folge davon ist, dass die ganz symmetrisch angelegten Frontalschnitte das Auge nicht streng in der Äquatorialebene treffen, sondern in einer sich mit dieser schief kreuzenden Ebene. Entspricht z. B. die nasale Hälfte des Augendurchschnittes gerade dem Äquator des Auges, so liegt dessen temporale Hälfte um einiges vor der

Äquatorialebene. Es ist dies eine Schnittrichtung, die für das Studium der Verhältnisse des Auges nicht gerade günstig ist.

Der Glaskörper erscheint bei beiden Föten ausgezeichnet fixiert; die Fixierung geschah in Zenkerscher Lösung. Netzhaut und Aderhaut liegen dicht beisammen, und auch der Glaskörper zeigt nur an wenigen Stellen mässige Abhebungen von der Netzhaut. Die Bilder sind bei den beiden Föten beinahe dieselben, so dass eine gesonderte Schilderung der beiden Serien überflüssig erscheint. In der Tafel I Figur 3 ist, nach den Schnitten des 8 cm langen Fötus, ein Teil des Glaskörpers zur Ansicht gebracht.

Betrachten wir zunächst die Verhältnisse an der Grenzlinie zwischen Netzhaut und Glaskörper genauer. Die Trennung beider erscheint, mit der Immersion betrachtet, in grosser Schärfe bewerkstelligt durch eine etwa 3 μ dicke, stark lichtbrechende, scharf konturierte, glatt verlaufende Haut, eine richtige Cuticula. Nach der Netzhautseite hin ist ausser dieser Cuticularhaut keine weitere Grenzschichte, insbesondere keine membrana limitans retinae oder dergleichen vorhanden; an ihr inserieren sich unmittelbar die Müllerschen Stützzellen und ihr legen sich direkt die bei der angewendeten Schnittrichtung quer oder schief getroffenen Fasern der Opticusschichte an. Auch ist die innere Struktur der Haut einheitlich, ohne Spur einer Trennung etwa in zwei Lagen. Aber auch auf der Glaskörperseite fehlt eine anderweitige hautartige Bildung. Auch hier befestigen sich an dieser Cuticula direkt die sehr dicht angeordneten, zarten Radiärfibrillen, und ebenso wie auf der äusseren Seite die Opticusfasern, schmiegen sich hier der Innenfläche der Cuticula die meridionalen und latitudinal verlaufenden Fibrillen der Rindenlage des Glaskörpers unmittelbar an. Was stellt nun diese Haut dar? In Bezug auf ihre Herkunft ist die Entscheidung sofort gegeben: wir haben die nun beträchtlich stärker gewordene Cuticula retinae, wie wir sie bei dem Kaninchen von den frühesten Stadien an beobachten und von Schritt zu Schritt verfolgen konnten, vor uns, ein Ausscheidungsprodukt der Ektodermzellen des Innenblattes des Augenbechers. Schwieriger scheint eine Entscheidung in der Frage zu sein, wie wir in prospektiver Beziehung diese Haut aufzufassen haben: als die Anlage der späteren membrana limitans retinae oder als die der späteren membrana hyaloidea? Nun liegen auch in dieser Frage gewisse Anhaltspunkte vor, die uns in den Stand setzen, wenigstens mit grosser Wahrscheinlichkeit sie zu beantworten, und diese Antwort kann nur so ausfallen, dass wir es hier mit der Anlage der membrana hyaloidea zu tun haben. Für eine limitans retinae scheint diese Haut denn doch zu stark; auch wäre ihre so innige Verbindung mit dem Glaskörper bei einer solchen Deutung auffallend. Was man unter einer membrana hyaloidea zu verstehen hat, dafür haben wir aus letzter Zeit eine ebenso klare wie anschauliche Schilderung. Nach Retzius (a. a. O. S. 62) „ist es schwer zu verstehen, dass es Forscher geben kann, welche ihre Existenz negieren. An jedem vorsichtig heraus-

genommenen Glaskörper, vor allem wenn dies eine oder ein paar Stunden nach dem Tode geschehen ist, erkennt man sowohl makro- wie mikroskopisch diese den Glaskörper eng umgebende, äusserst dünne, aber auffallend starke, sich faltende, strukturlose und glasklare Haut. . . . Dass man sie als mit der limitans interna retinae identisch ansehen konnte, habe ich nicht verstehen können." Diese Beschreibung passt vollkommen auf die homogene Cuticularhaut, die wir soeben beschrieben haben. Dass bei einer eventuellen Herausnahme des Glaskörpers bei unseren Föten diese Haut sich unbedingt an den Glaskörper angeschlossen haben würde und mit ihm entfernt worden wäre, wie es aus der Retziusschen Beschreibung für den entwickelten Zustand hervorgeht, entnehme ich den Wahrnehmungen an denjenigen Stellen der mir vorliegenden Präparate, wo der Glaskörper von der Netzhaut etwas abgehoben erscheint: niemals bleibt bei einer solchen künstlichen Abtrennung die Cuticularhaut an der Netzhaut haften, sondern folgt immer dem Glaskörper. Dies beweist, dass die Verbindung mit dem letzteren eine innigere und widerstandsfähigere ist, als mit den Elementen der Netzhaut, trotzdem es sich bei der Trennung von dieser nicht um eine eigentliche Ablösung, sondern um eine richtige Zerreissung handelt, was sich daraus ergibt, dass sich an der abgetrennten Membran immer einige anhaftende Faserlagen der Opticusfaserschichte sowie Basalstücke der Müllerschen Zellen nachweisen lassen. Dürfen wir also aus diesen Stadien einen Schluss auf spätere Verhältnisse ziehen, so ergibt sich aus den geschilderten Beobachtungen, dass die membrana hyaloidea, die einzige Scheidewand zwischen Netzhaut und Glaskörper, eine Bildung der Netzhaut, eine cuticulare Ausscheidung oder Verdichtung ihrer Zellen ist. Diese Anschauung ist bekanntlich schon von Kessler (a. a. O. S. 64) ausführlich begründet worden und hat neuerdings auch in O. Schultze[1]) und Retzius Anhänger gefunden. Gegenüber Tornatola, der über diese Membran sehr merkwürdige Ansichten äussert, so namentlich, dass sie bei dem Erwachsenen überhaupt nicht existiere, resp. ein Kunstprodukt sei, beim Fötus zwar vorhanden sei, aber keine richtige selbständige Membran, sondern bloss eine Verfilzung der Glaskörperfibrillen darstelle, ist zu betonen, dass von einem solchen Aufbau dieser Haut, die vollkommen homogen und scharf begrenzt erscheint, überdies auch, wie wir bei dem Kaninchenembryo sahen, in ihren ersten Spuren schon vor dem Auftreten der Fibrillen nachzuweisen ist, nicht die Rede sein kann.

Der Glaskörper selbst besteht aus dem bekannten, am ausführlichsten von Retzius geschilderten „intricaten Netzwerk"; wir haben ein ausserordentlich dichtes Geflecht sehr feiner Fibrillen vor uns, die leicht wellig, vielfach auch geknickt verlaufen und

[1]) O. Schultze, Zur Entwicklungsgeschichte des Gefässsystems im Säugetierauge. Festschrift für v. Kölliker. Leipzig 1892. S. 34.

ziemlich glatt sind. Die oft beschriebenen Varicositäten und kernlosen „Knotenpunkte“ vermisse ich an meinen Präparaten. Die Anordnung der Fibrillen ist viel dichter, die Fibrillen selbst viel feiner, als selbst in den letzten Embryonalstadien, die mir von dem Kaninchen, der Katze und dem Rinde vorliegen. Auf einem kleinen Gebiet des Glaskörpers drängen sich hier jetzt viel mehr Fibrillen zusammen, als in jenen Bildungsstufen im ganzen Bereich des Glaskörperraumes. Ob ein richtiges „Netz“ mit wirklicher Verschmelzung der einzelnen Fibrillen, oder ob nur ein „Geflecht“ vorliegt, könnte durch Beobachtungen an diesen Präparaten, und wenn sie noch so sorgfältig wären, niemals entschieden werden. Zwar lässt sich mit Sicherheit feststellen, dass an den Stellen, wo sich die Fibrillen kreuzen, diese nicht immer nur einfach übereinander hinweglaufen, sondern auch vielfach direkt miteinander zusammenhängen; doch ist darin noch kein entscheidender Beweis für die gitterartig verschmolzene Beschaffenheit des Gerüstwerkes gegeben, denn diese Verbindungsstellen könnten auch nur Teilungsstellen der mit ihren Endästen frei auslaufenden Fibrillen und nicht eigentliche Anastomosen sein. Zum Glück verfügen wir nunmehr über die geschilderten Erfahrungen an jungen Kaninchenembryonen und im besonderen über die Wahrnehmung, dass schon die ersten Fibrillen des Glaskörpers, die primären meridionalen Fasern, in eine richtige anastomotische Verbindung miteinander treten, woraus sich dann auch für die späteren Stadien und für den fertigen Zustand des Glaskörpers der Schluss ableiten lässt, dass dessen Fibrillenwerk ein richtiges dreidimensionales Netzwerk mit Verschmelzung der einzelnen Gerüstfäden und nicht nur ein einfacher Filz frei auslaufender Faserverästelungen ist.

Wie sehr sich auch, wenn man nur eine ganz kleine Stelle des Glaskörpers ins Auge fasst, die Fibrillen als unregelmässiges Geflechte darstellen, so ergibt sich doch bei einem Überblick eines schon um ein geringes ausgedehnteren Gebietes, z. B. eines Sehfeldes bei Anwendung stärkerer Trockenlinsen, dass doch kein völlig regelloses Gewirr, vergleichbar etwa einem Wattebausche, um einen Vergleich Salzmanns[1]) anzuwenden, vorliegt, sondern dass wir ein Gerüstwerk von Fibrillen vor uns haben, in deren Anordnung sich unverkennbar eine gewisse Regelmässigkeit ausspricht. Die auffallendsten und regelmässigsten Elemente des Fibrillengitters sind die Radiärfasern, die, von der vorderen Grenzschichte des Glaskörpers ausgehend, den weiten Raum des Glaskörpers nach Art einer Strahlenkrone durchsetzen, an die Netzhaut stets senkrecht stossen und sich an ihrer Cuticula, wir können nun wohl schon sagen, an ihrer Hyaloidea, befestigen. Die zarten, gestreckt verlaufenden Fibrillen ordnen sich auf dem Schnitte sehr regelmässig nebeneinander und verleihen dort, wo sie nicht quer oder nicht zu schief getroffen sind, dem

[1]) A. Salzmann, Die Zonula ciliaris und ihr Verhältnis zur Umgebung. Leipzig und Wien 1900. S. 38.

Glaskörper eine regelmässige radiäre Streifung. Freilich sind es nicht viele Schnitte der Serie, in denen wir diese Radiärfasern in ihrer schönen parallelen Anordnung auf längeren Strecken vor uns haben. Die äquatoriale Schnittrichtung ist für die Untersuchung dieser Fibrillen die ungünstigste. Bei einer streng äquatorialen Schnittebene könnten nur diejenigen Radiärfibrillen in ihrem Gesamtverlaufe in den Schnitt fallen, die etwa von den vordersten, der ora serrata nahe gelegenen Stellen der Netzhaut zur Äquatorialgegend der Linse radiär verlaufen; alle weiter hinten gelegenen Radiärfibrillen müssten von der Schnittebene durchkreuzt werden, und zwar um so radikaler, je mehr sich die Schnitte dem hinteren Augenpole nähern. Weicht aber die Schnittrichtung, wie bei den vorliegenden Serien, etwas von der äquatorialen Ebene ab, so werden nicht gerade die vordersten Schnitte des Glaskörpers die günstigste Anschauung von den Radiärfibrillen geben, sondern diejenigen, die einer etwas weiter hinten, aber immer noch im Bereich der vorderen Abteilung des Glaskörperraumes liegenden Stelle des Glaskörpers entnommen sind. Ich will hier eine nicht unwichtige Beobachtung hervorheben. In den allervordersten Schnitten des Glaskörperraumes, denjenigen, die der Gegend der ora serrata entnommen sind, habe ich in dem Glaskörper Radiärfibrillen vollkommen vermisst, erst in den weiter hinten gelegenen Schnitten tauchen solche auf. Es schliesst sich in dieser Beziehung das Auge des menschlichen Fötus an die geschilderten Stadien der Augenentwicklung bei Kaninchen, Katze und Rind an. Auch dort vermissten wir Radiärfibrillen im Bereich des Isthmus. Diesem Tatbestand kommt meiner Ansicht nach eine nicht geringe Bedeutung für die Frage nach der Herkunft der Zonula zu, worauf am Schlusse dieser Arbeit noch zurückzukommen sein wird.

Noch viel ungünstiger als für die Radiärfibrillen, muss die äquatoriale oder die sich ihr nähernde Schnittrichtung für die Darstellung des zweiten Fibrillensystems, das auch hier im Glaskörper angenommen werden muss, des Systems der Meridionalfasern sein. Nur zahlreiche stark lichtbrechende, punktförmige Fibrillenquerschnitte und kurze Bruchstücke von Fibrillen weisen auf ihre Gegenwart hin. Sie verteilen sich über den ganzen Bereich des Glaskörpers, sind aber besonders reichlich in dessen peripherischem Gebiet anzutreffen.

Um so auffallender tritt dafür eine dritte Fibrillengattung hervor, ein System, das wieder im Gegenteil nur bei dieser Schnittrichtung zur Anschauung kommen kann: das System der Fasern, die mit dem Linsenäquator parallel kreisförmig verlaufen. Nennen wir sie Latitudinalfasern. Dieser Ausdruck ist der Entwicklungsgeschichte entnommen. Er wurde so viel ich weiss zuerst von Grönroos[1]) zur Bezeichnung der mit dem

[1]) H. Grönroos, Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders. Anatom. Hefte, herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. Bd. VI, 1895. S. 155; cfr. S. 184.

Aquator parallel einschneidenden Furchen des im Furchungsprozess befindlichen Salamandereies angewendet. Der Ausdruck Zirkularfibrillen könnte auch Anwendung finden, um so mehr als dies das einzige Fibrillensystem ist, das aus kreisförmig in sich zurückkehrenden Fasern besteht; doch ist der Ausdruck nicht so charakteristisch, wie die oben genannte Bezeichnung. Um uns die Verlaufsweise und Anordnung dieser Fasern klar vergegenwärtigen zu können, gehen wir von der Sehnervenpapille aus. Die ihr seitlich anliegende Abteilung des Glaskörpers schliesst Fasern in sich, die die Papille mit engen Ringen umkreisen. Diesen Fasern schliessen sich, immer im Anschluss an die Innenfläche der Netzhaut, allmählich weitere Ringe an; die weitesten werden sich natürlich in der Äquatorialgegend des Auges finden. Nach vorn, gegen das Isthmusgebiet, oder sagen wir das Gebiet der ora serrata, wird der Radius der von diesen Latitudinalfibrillen gebildeten Ringe wieder etwas abnehmen müssen. Dieses peripherische System von Latitudinalfibrillen begreift aber nicht die Gesamtheit der in dieser Weise verlaufenden Fasern in sich. Denn auch in den mehr einwärts von der Peripherie gelegenen Teilen des Glaskörpers sind derartige Fasern nachweisbar. Für diese wird der Mittelpunkt oder richtiger die Achse, die sie umkreisen, von der Arteria hyaloidea oder richtiger von dem Glaskörpertrichter gebildet. Diesen umgeben sie mit immer weiteren Ringen, deren äusserster sich an die am peripherischesten gelegenen oberflächlichen Zirkularfasern anschliesst. Doch sind diese im inneren Teile des Glaskörpers gelegenen Fasern im ganzen spärlich und nicht leicht nachweisbar, während diejenigen auf der Oberfläche dicht nebeneinander liegen und zusammen mit den Meridionalfasern eine schmale Rindenlage bilden, die allerdings gegen die inneren Teile nicht scharf abzugrenzen ist.

Wenn wir nun die Verhältnisse des Glaskörpertrichters schildern wollen, so müssen wir zunächst die Verhältnisse der Blutgefässe im Innern des Auges auf diesem Stadium kurz betrachten. Die aus dem Sehnervenkopf hervortretende Arteria hyaloidea, auf diesem Stadium ein verhältnismässig schwaches Gefäss, teilt sich schon unweit vor der papilla nervi optici zuerst in drei Äste, die sich aber in ihrem Verlauf gegen die Linse hin noch weiter verzweigen, so dass man dicht hinter der Linse 25 bis 30 Gefässquerschnitte zählen kann. An der Linse münden dann diese Äste in ein dichtes Gefässnetz, die tunica vasculosa lentis, ein, das sich in engem Anschluss an die schon von einer ziemlich kräftigen cuticularen Linsenkapsel bedeckten Linse gegen den Linsenäquator hinspinnt. Das Gefässnetz liegt nicht in Glaskörpersubstanz eingebettet, sondern hält in der Hauptsache die engen Grenzen des Perilentikularraumes ein; es ist von dem Glaskörper durch dessen gut entwickelte vordere Verdichtungszone getrennt. Aus dem Netz und vielleicht auch teilweise schon aus den ersten Ästen der Arteria hyaloidea lösen sich aber noch immer einzelne Zweige ab, die in den Glaskörper selbst hineindringen, ja von denen einige sogar die peripherischeste Schichte des Glaskörpers

erreichen. Immerhin aber lässt sich an diesen Vasa hyaloidea propria schon eine beträchtliche Rückbildung feststellen, nicht nur auf Grund ihrer geringen Zahl, sondern auch durch die geschrumpfte, eines Lumens entbehrende Beschaffenheit mancher ihrer Äste.

Vermöge der nach vorn zunehmenden Verästelung der Arteria hyaloidea wird das Gebiet, das dieses Gefäss mit seinen Zweigen in Anspruch nimmt, kegelförmig. Die Einbettung eines derartigen Gefässsystems in den Glaskörper bewirkt eine bestimmte Differenzierung in der Anordnung des Fibrillengerüstwerkes, woraus der Glaskörper besteht, die sich durch das Hervortreten einer zentralen, die Gefässe umgebenden kegelförmigen, nach aussen sich einigermassen abgrenzenden Partie des Glaskörpers, eines „Glaskörpertrichters", äussert. Verfolgen wir die Verhältnisse des Trichters an Querschnitten von hinten nach vorn, so finden wir, dass der kreisförmige Querschnitt des kegelförmigen zentralen Gebietes an den hintersten Schnitten von sehr schmalem Durchmesser ist; erst allmählich erweitert sich dieser Querschnitt in den nächstfolgenden Schnitten, um dann ganz vorn, dicht hinter der Linse, beinahe den ganzen Umfang des Glaskörpers für sich in Anspruch zu nehmen. Die Abgrenzung des Trichtergebietes von den peripherischen Teilen des Glaskörpers ist zunächst schon durch die Verschiedenheit der Dichtigkeit und der Anordnung der Fibrillen inner- und ausserhalb des Trichters ermöglicht. Hierzu kommt noch eine besondere Grenzschichte, die man sich aber nicht als eine scharf ausgeprägte Bildung, etwa als eine Membran vorzustellen hat, sondern bloss als ein undeutliches Fasergeflechte, das innen wie aussen ohne scharfe Grenze in das benachbarte Glaskörpergewebe übergeht. Diese Grenzschichte besteht einerseits aus zirkular verlaufenden Latitudinalfasern; einen viel grösseren Anteil an ihrer Bildung nimmt aber ein Fasersystem, das sich an den fraglichen Äquatorialschnitten bloss in Form von Querschnitten äussert, Fasern, die längs des Glaskörperkegels schief von der Linse zur Sehnervenpapille verlaufen. Die Befunde beim Kaninchen und bei der Katze berechtigen zur Annahme, dass diese Fibrillen auch hier aus der Umbiegung von Meridionalfibrillen in der Nähe der vorderen Grenzschichte zu stande kommen dürften.

Der Inhalt des Glaskörpertrichters wird durch die Gefässquerschnitte keinesfalls erschöpft, vielmehr nehmen diese darin nur einen sehr geringen Teil ein. Der Hauptbestandteil des Trichters ist wieder nur Glaskörpergewebe, in das die Gefässe eingebettet sind und das sich bis zur Grenzschichte des Trichters hinspinnt. Von der ausserhalb des Trichters gelegenen Glaskörperstruktur unterscheidet sich das Fibrillengeflechte im Trichter durch gewisse charakteristische und auffallende Kennzeichen, die namentlich von Retzius, der diesen Verhältnissen eine ausführliche Betrachtung gewidmet hat, nicht nur sehr zutreffend geschildert, sondern auch in sehr schönen Abbildungen veranschaulicht worden

sind. Die Fibrillen im Trichter scheinen etwas gröber zu sein, als die ausserhalb des Trichters; möglicherweise ist diese scheinbar gröbere Beschaffenheit durch Vereinigung mehrerer Fibrillen zu Bündelchen bewirkt. Noch bezeichnender ist, dass die Fibrillen ein grobmaschiges, weites, unregelmässiges, stellenweise auch von weiteren Vacuolen durchsetztes Geflechte bilden. Diese Vacuolen, die auch grösser sein können, sind offenbar von der wohl als flüssig oder halbflüssig anzunehmenden Grundsubstanz des Glaskörpers ausgefüllt. Infolge dieser Lacunen, wie auch schon durch die lockere Beschaffenheit des Fibrillengeflechtes erscheint das Gebiet des Glaskörpertrichters als eine an flüssiger Substanz reichere, lockerere Abteilung des Glaskörpers, so dass die Annahme eines canalis hyaloideus (Cloquet) schon bei dem Fötus wenn auch nicht buchstäblich berechtigt, so doch nicht jeder Grundlage entbehrend ist.

Eine sehr auffallende Erscheinung tritt uns im ganzen Bereich des Glaskörpers mit Abrechnung des Trichters entgegen. Die inmitten des Glaskörpergewebes gelegenen dünnen Gefässästchen veranlassen in ihrer unmittelbaren Umgebung eine eigenartige Anordnung der Glaskörperfibrillen. Es kommen hierbei nur die allerfeinsten Gefässzweige in Betracht; schon etwas stärkere Äste bringen diese Erscheinung nicht hervor. Die betreffende Anordnung lässt sich namentlich an solchen Stellen beobachten, wo das Gefäss quer getroffen ist. Der Gefässquerschnitt bildet den Mittelpunkt einer ziemlich dichten radiären Gruppierung der Fibrillen, so dass der Gefässquerschnitt mit der scheinbar von ihm ausgehenden Fibrillenausstrahlung einer nach Golgi gefärbten Gliazelle, einem Astrocyten, bei oberflächlicher Betrachtung nicht unähnlich ist. Es braucht kaum gesagt zu werden, dass die radiär um das Gefäss herum angeordneten Fibrillen keine selbständigen, mit freien Spitzen endigenden Fasern sind, sondern dass sie mit den anderen Fibrillen, namentlich mit den meridionalen und longitudinalen, direkt zusammenhängen. Ebenso häufig wie die radiäre, ist eine derartige Anordnung, dass von dem Gefässquerschnitt an zwei einander gegenüberliegenden Stellen je ein Büschel von Fibrillen ausgeht. Ist das Gefäss der Länge nach getroffen, so ist das Bild nicht so charakteristisch; man sieht nur eine dichtere Anordnung der Fibrillen zu beiden Seiten des Längsschnittes und auch eine gewisse regelmässige Anordnung der Fäserchen, indem sie von der Gefässwandung nach beiden Seiten parallel auszugehen scheinen. Im Glaskörpertrichter bleiben die Blutgefässe ohne jeden Einfluss auf die Anordnung der sie umgebenden Fibrillen.

Von einer bildlichen Wiedergabe dieser Verhältnisse glaubte ich absehen zu dürfen, da bereits ausgezeichnete Abbildungen davon in der Abhandlung von Retzius vorliegen (Fig. 3—9, Tafel XXIX).

Meine Auffassung über diese eigenartige Anordnung der Fibrillen, die ich schon beim 16tägigen Kaninchen, wo sie ebenfalls schon, wenn auch viel weniger deutlich, erkennbar ist,

erwähnte, ist die, dass wir hier einer Erscheinung gegenüberstehen, die mit der beginnenden Reduktion der im Glaskörper verlaufenden vasa hyaloidea propria im Zusammenhang steht. Indem die Gefässe schrumpfen und zusammenfallen, raffen sie die in ihrer Umgebung befindlichen und teilweise vielleicht auch sekundär mit ihrer Wandung verwachsenen Fibrillen zusammen, wodurch in leichtverständlicher Weise eine strahlenförmige oder zweistrahlige Anordnung bewirkt werden muss. Hierfür spricht, dass man im Mittelpunkt der geschilderten Fibrillenanordnung nicht immer einen normalen Gefässquerschnitt, sondern oft, ja sogar noch häufiger, den bereits eines Lumens entbehrenden geschrumpften Rest eines Gefässes erblickt. Ich bemerke, dass ein derartiger oblitterierter Gefässquerschnitt leicht für eine Zelle gehalten werden kann. Ja manchmal fehlt auch dieser Gefässquerschnitt im Mittelpunkt der Anordnung, die Fasern laufen einfach in einen Punkt zusammen und gehen an der Kreuzungsstelle ineinander über, oder sie treffen, wenn es sich um einen Längsschnitt der Verlaufsstelle des früheren Gefässes handelt, in einer nahtartigen Linie zusammen. An allen derartigen Stellen haben wir offenbar Punkte vor uns, wo früher Gefässe vorhanden waren, aber bereits völlig der Rückbildung anheimgefallen sind. Diese Anordnung der Fibrillen scheint vergänglich zu sein; offenbar gleichen sich die durch die Schrumpfungen der Gefässe herbeigeführten Zugs- oder Spannungsdifferenzen nach einiger Zeit wieder vollkommen aus.

Betrachten wir schliesslich die im Glaskörper eingebetteten Zellgebilde. Man kann den Glaskörper auch bei dem menschlichen Fötus als an Zellen sehr arm bezeichnen. Wir finden nur eine Zellgattung: dieselben Elemente, die wir schon bei den verschiedenen tierischen Embryonen geschildert haben, Elemente mit höchst unregelmässig geformtem Kern; nur ist zu bemerken, dass der Zellkörper hier nicht so unregelmässig begrenzt erscheint, wie bei den verschiedenen tierischen Embryonen, vielmehr eine wenn auch nicht ganz regelmässige, aber doch mehr oder weniger abgerundete Gestalt erkennen lässt. Auffallend ist die starke Konturlinie des Zellkörpers. Dank dieser Schärfe der Abgrenzung tritt die Tatsache noch klarer hervor, dass zwischen dem Zellkörper und den die Zelle umstrickenden Fibrillen keine andere Beziehung, als eine einfache Berührung besteht. Die meisten derartigen Zellen liegen in der Nähe der Netzhaut, aber immer noch ringsum von Glaskörperfibrillen umgeben, und nicht etwa in direkter Berührung mit ihr. In betreff der Herkunft dieser Elemente wird man wohl nicht fehlgehen, wenn man wenigstens in einem Teil dieser Zellen direkte Abkömmlinge der Mesenchymzellen erblickt, die, schon ursprünglich zwischen Linsenplatte und Augenblase vorhanden, bei der Abschnürung des Linsenbläschens in das Augeninnere gelangten. Es scheint mir aber nicht recht möglich, die vorhandenen Zellen alle auf diesen ersten Schub zurückzuführen, dazu ist denn doch ihre Zahl zu gross. So konnte ich an einem Schnitte,

der das Auge dicht hinter der Linse, dort wo der Glaskörperraum am breitesten ist, äquatorial durchsetzt, 19 derartige Exemplare zählen, eine Zahl, die vielleicht schon an sich grösser ist, als die Summe der bei der ersten Bildung der Linse mit eingestülpten Mesenchymelemente. Hier könnte uns die Hilfsannahme aus der Verlegenheit helfen, dass sich jene Mesenchymzellen im Glaskörper noch weiter teilen und dadurch die Vermehrung der Elemente dort besorgen. Doch habe ich an meinen Präparaten niemals Mitosen an diesen Zellen wahrgenommen; für eine amitotische Teilung könnte man allerdings in den manchmal geradezu abenteuerlichen Formen dieser Zellen gewisse Anhaltspunkte finden.

III. Kritisches.

Im vorstehenden habe ich mich bemüht, die tatsächlichen Befunde, die ich an meinen Präparaten feststellen konnte, möglichst zutreffend, so wie sie sich mir darboten, zu schildern. Ich habe es tunlichst vermieden, Deutungen und individuelle Erklärungen hineinzuflechten; die gefundenen Tatsachen sind so klar, dass sie für sich sprechen. Sie stützen keine der bisher ausgesprochenen Auffassungen der Herkunft des Glaskörpers, sondern begründen eine neue, von allen bisherigen abweichende Anschauung.

Drei Ansichten fanden bisher über die Herkunft des Glaskörpergewebes in der Literatur Vertretung: die Bindegewebslehre, die Transsudatstheorie und neuerdings die Annahme einer Entstehung des Glaskörpers aus der Netzhaut. Die meisten Anhänger zählte seit jeher und zählt wohl auch heute noch die erstere Lehre, jene Auffassung, die in dem Glaskörper eine an flüssiger Grundsubstanz überreiche, an geformten Elementen arme Form des Bindegewebes erblickt. Sie ist von Rudolf Virchow im Jahre 1852[1]) aufgestellt worden, zu einer Zeit, da für das einzige morphologische Element des Glaskörpers die spärlichen Zellen galten, die man da und dort im Gläskörpergewebe, namentlich bei Föten, wahrnimmt. Die wichtige Erkenntnis eines fibrillären Aufbaues des Glaskörpers, um dessen Nachweis sich besonders Ciaccio[2]), Hans Virchow[3]) und Retzius[4]) verdient gemacht haben, tat der Bindegewebslehre nicht nur keinen Abbruch, sondern schien ihr noch eine sicherere Grundlage, eine greifbarere Form zu geben, indem man in jenen faserigen Bildungen Bindegewebsfibrillen zu erkennen glaubte. Bezieht sich auch

[1]) R. Virchow, Notiz über den Glaskörper. Archiv f. pathol. Anat. und Physiologie. Bd. IV, 1852. S. 468. Derselbe: Über den menschlichen Glaskörper. Daselbst. Bd. V, 1853. S. 278.

[2]) G. V. Ciaccio, Beobachtungen über den inneren Bau des Glaskörpers im Auge des Menschen und der Wirbeltiere im allgemeinen. Untersuch. z. Naturlehre d. Menschen u. d. Tiere, herausgeg. v. Moleschott. Bd. X, 1870. S. 583.

[3]) H. Virchow, Die physikalische Natur des Glaskörpergewebes; die morphologische Natur desselben. Bericht d. ophthalmol. Gesellsch. zu Heidelberg. 1885.

[4]) G. Retzius, Über den Bau des Glaskörpers und der Zonula Zinnii in dem Auge des Menschen und einiger Tiere. Biologische Untersuchungen. Neue Folge VI. 1894. S. 67.

R. Virchow in seinen Mitteilungen über den Glaskörper auf Untersuchungen an Schweinefötен, so kann man doch sagen, dass seine Angaben nicht eigentlich auf dem Studium der Entwicklungsweise des Glaskörpers, sondern auf dem des histologischen Verhaltens des fertigen oder zu mindest halbfertigen Glaskörpergewebes beruhen. Entwicklungsgeschichtlichen Anstrich gewann die Lehre erst durch die Untersuchungen von Schoeler[1]), Kölliker[2]), Ciaccio (a. a. O.), Lieberkühn[3]), Arnold[4]) u. A. Die Bindegewebslehre ist nicht nur die älteste von den dreien, sondern kann in gewissem Sinne immer noch als die modernste bezeichnet werden, denn gerade die allerletzten Äusserungen lauten ihr wieder günstig. So sprechen sich Nussbaum[5]), Carini[6]), De Waele[7]), Bertacchini[8]), die letzten Autoren auf unserem Gebiete, entschieden für sie aus. Auch Hertwig nimmt in der eben erschienenen 7. Auflage seiner Entwicklungsgeschichte[9]) für sie Stellung Auf den letzteren Ort ist auch zu verweisen, wenn man sich über die Theorie von der bindegewebigen Abstammung des Glaskörpers rasch informieren will, denn dort finden wir wohl deren präziseste und bündigste Wiedergabe. Darnach soll das Mesenchym, das die Augenanlage umgibt, das Bindegewebe der „Kopfplatten", um mit den älteren Embryologen zu reden, in den Zwischenraum zwischen Linsenbläschen und Augenbecher hineinwuchern und das Material für die Bildung des Glaskörpers, speziell seiner Fibrillen, abgeben. Die im Glaskörper befindlichen Zellen werden von Hertwig in Übereinstimmung mit der Darstellung von Schwalbe[10]) u. A. als Leukocyten aufgefasst, die sekundär in den Glaskörper hineingewandert sind.

Für die Art und Weise des Hineinwucherns des Bindegewebes in das Augeninnere sind von den verschiedenen Autoren drei Möglichkeiten herangezogen worden. Zunächst befindet sich bei allen Wirbeltieren zwischen primärer Augenblase und Ektoderm schon vor dem Beginn der Linseneinstülpung eine Mesenchymlage. Sie schwindet zwar zum grössten Teil, aber etwas bleibt davon, wie es scheint, bei allen oder doch bei den

---

[1]) H. Schöler, De oculi evolutione in embryonibus gallinaceis. Dissert. inaug. Dorpat. 1848.

[2]) A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1861. S. 281.

[3]) N. Lieberkühn, Über das Auge des Wirbeltierembryos. Schriften d. Gesellsch. z. Beförderung d. gesamt. Naturw. zu Marburg. Kassel 1872.

[4]) J. Arnold, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges. Heidelberg 1874. S. 42.

[5]) M. Nussbaum, Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. In: Graefe-Saemisch, Handbuch d. gesamt. Augenheilkunde. 2. Aufl. Leipzig 1899. S. 44.

[6]) A. Carini, Osservazioni sull'origine e la natura del vitreo. Monit. zoolog. italiano, Anno X, 1894, Suppl. S. 33.

[7]) H. De Waele, Recherches sur l'Anatomie comparée de l'œil des Vertébrés. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiologie. Bd. XIX, 1902. S. 1.

[8]) P. Bertacchini, Sviluppo e struttura del Corpo vitreo in alcuni Vertebrati. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiologie. Bd. XIX, 1902. S. 77.

[9]) O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 7. Aufl. Jena 1902. S. 506.

[10]) G. Schwalbe, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1887. S. 140.

meisten Wirbeltieren erhalten, und dieser Rest, der dann bei der Bildung und Abschnürung der Linsengrube in den Hohlraum des Augenbechers mit eingestülpt wird, könnte den Ausgangspunkt für die Entstehung des Glaskörpers bilden. Ein zweiter Weg soll dem hineindringenden Mesenchym an der ventralen Seite der Augenanlage, längs der Augenblasenspalte, offen stehen, und ein dritter sich ihm schliesslich ringsum an der Peripherie des Linsenbläschens, in der schmalen, kreisförmigen Spalte zwischen diesem und dem es umfassenden Rand des Augenbechers, bieten.

Kessler, einer der genauesten und zuverlässigsten Beobachter auf unserem Gebiete, gelangte auf Grund seiner Präparate im Jahre 1877[1]) dazu, der Behauptung einer solchen bindegewebigen Invasion entgegenzutreten. Ihm schloss sich in diesem Widerspruch Keibel in einem kleinen Aufsatz aus dem Jahre 1886[2]), gestützt auf Untersuchungen an Mäuse- und Hühnerembryonen, an. Auf Seite 365 sagt Keibel: „Bei der Maus und bei dem Huhn befindet sich vor der Linseneinstülpung kein Mesodermgewebe zwischen der Linse und der primären Augenblase. Es kann somit auch nicht eingestülpt werden und das Material für die Bildung des Glaskörpers abgeben. Auch in späteren Stadien habe ich um den Äquator der Linse herum kein Bindegewebe in den Glaskörperraum einwandern sehen. Ebenso tritt mit Ausnahme des oben beschriebenen Gefässkolbens durch den Augenblasenspalt kein mesodermatisches Gewebe in den Glaskörper.“ Somit treffen sich also die beiden Forscher darin, dass sie die Grundlagen der Bindegewebslehre angreifen; die Konsequenz aber, die sie hieraus für ihren eigenen Standpunkt in betreff der Abstammung des Glaskörpergewebes ziehen, ist verschieden. Während Kessler von der Bindegewebstheorie ganz absieht und zu einer Transsudatslehre seine Zuflucht nimmt, indem er unter Leugnung der präformierten Beschaffenheit der schon ab und zu zu seiner Zeit behaupteten fibrillären Struktur des Glaskörpers diesen bloss als eine amorphe, bloss von einigen Leukocyten durchzogene Gallerte auffasst, schliesst sich ihr Keibel doch noch in gewissem Sinne an, indem er für die Bildung des Glaskörpers die in den Spaltraum zwischen Linse und Augenbecher dringenden Gefässe verantwortlich macht und die Glaskörperzellen für abgelöste Elemente der Gefässwandungen und Gefässsprossen erklärt.

Scheint es notwendig, über die Transsudatstheorie von Kessler viel Worte zu verlieren? Sie mochte den Schein einer Wahrscheinlichkeit für sich haben, so lange der fibrilläre Bau des Glaskörpers nicht ganz gesichert erschien, würde aber bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse, da die Zusammensetzung des Glaskörpers aus typisch angeordneten Fibrillen und damit eine morphologisch hoch differenzierte Struktur dieses Gewebes

[1]) L. Kessler, Zur Entwicklung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig 1877. S. 40.

[2]) Fr. Keibel, Zur Entwicklung des Glaskörpers. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abteilung. Jahrg. 1886. S. 358.

über allem Zweifel erhaben ist, einem Zurückgreifen auf die alte Schwannsche Lehre vom Cytoblastem gleichkommen. Auch ist darauf hinzuweisen, dass die ersten Glaskörperfibrillen bereits vor dem Auftreten von Blutgefässen in der Glaskörperspalte festzustellen sind.

Bezüglich der Äusserung Keibels ist festzuhalten, dass darin eigentlich überhaupt keine bestimmte Stellungnahme in betreff der Herkunft des Glaskörpers enthalten ist. Denn Keibel kennt in seiner vor 26 Jahren gegebenen, von ihm jetzt gewiss nicht mehr vertretenen Darstellung die Fibrillen nicht oder hält sie, wie er es durchblicken lässt, für Kunstprodukte; für ihn besteht der Glaskörper lediglich aus der Gesamtheit der darin nachweisbaren Zellen und der sie vereinigenden Gallerte. Auf diese Zellen beziehen sich seine Angaben, sie sind es, die sich aus den Gefässsprossen entwickeln sollen. Nun ist aber für uns heute gerade das Fibrillengerüst das Wesentliche, dieses stellt für uns den eigentlichen Glaskörper in morphologischer Beziehung dar, so dass für uns die Frage nach der Herkunft des Glaskörpergewebes durchaus identisch ist mit der Frage nach der Herkunft der Glaskörperfibrillen. Die wenigen Zellen, die in diesem Gerüst liegen und deren Abkunft zu ergründen Keibel sich so bemüht, stellen für uns sehr sekundäre Bestandteile des Glaskörpers dar. Es ist sogar nicht unmöglich, dass Keibel wenigstens für einen Teil dieser Elemente das Richtige trifft, wenn er sie auf die mit den Gefässen einwandernden vasoformativen Zellen, auf „nicht kanalisierte Gefässsprossen“ zurückführt. Meine Beobachtungen erstrecken sich nicht über gehörig späte Stadien, um mich über die Richtigkeit oder Unrichtigkeit dieser Ansicht bestimmt aussprechen zu können. Jedenfalls muss ich aber auf Grund meiner Wahrnehmungen betonen, dass ein Teil dieser Zellen, namentlich diejenigen, die man in den ersten Stadien vorfindet, bestimmt nicht aus Blutgefässwandungen entsteht, sondern mit den Bindegewebszellen identisch ist, die, in dem Zwischenraum zwischen Linsenplatte und Augenblase von Anfang an vorhanden, bei der Linsenabschnürung mit eingestülpt werden.

Den Gefässen spricht auch ein neuerer Autor, De Waele (a. a. O.), eine grosse Rolle bei der Bildung des Glaskörpers zu. Doch nimmt bei ihm diese Anschauung schon eine modernere Fassung an, indem er schon an das Fibrillengerüst anknüpft und dieses aus den Gefässwandungen hervorwachsen lässt. So muss man sich wenigstens gewisse immer wiederkehrende Äusserungen, wie beispielsweise die Angabe „des artères part un réseau de fibrilles“ zurechtlegen. So wären also hier die Endothelzellen mit der besonderen, sonst wohl nirgends nachweisbaren Fähigkeit ausgestattet, auf der dem Gefässlumen abgewendeten Seite Bindegewebsfibrillen in so grosser Menge aus sich hervorgehen zu lassen, dass damit ihre ganze Umgebung erfüllt wird. Diese Anschauungen widerlegen sich nicht nur durch den direkten Nachweis einer anderweitigen Herkunft dieses Fibrillengitters, wie er in vorliegender Arbeit erbracht wurde, sondern auch schon dadurch, dass — wie oben erwähnt — die ersten Glaskörperfibrillen schon da sind, bevor Blut-

gefässe ihren Weg in den Spalt zwischen Augenbecher und Linse gefunden haben. Ferner ist auf die Tatsache der vorübergehenden Bildung einer Schichte von Glaskörpergewebe im Bereich der ganzen distalen Linsenwand hinzuweisen, einer Stelle, an der sich erst lange nach dem Schwund dieses vergänglichen Glaskörperanteiles Gefässe einstellen. Schliesslich möchte ich noch auf die Verhältnisse im Auge des jungen Katzenembryos erinnern, wie ich sie auf Seite 56 dargestellt habe, bei dem bereits ein verhältnismässig stark entwickelter Glaskörper vorliegt, trotzdem dass das innere Gefässsystem des Auges noch einen sehr unentwickelten Zustand aufweist.

Gleich Kessler und Keibel gelange ich selbst dazu, rundweg zu leugnen, dass dieses so allgemein angenommene Hineinwuchern des Bindegewebes in das Augeninnere stattfindet. Je nach den drei erwähnten vermeintlichen Eintrittspforten des Mesenchyms kann man die Bindegewebslehre in drei Komponenten zerlegen, die sich einzeln prüfen lassen. Untersuchen wir zunächst, ob es richtig ist, dass schon dadurch etwas Mesenchym in den Innenraum des Auges gelangen kann, dass die schon vor der Entwicklung der Linse vorhandene Bindegewebslage zwischen Ektoderm und Augenblase nicht völlig schwindet und ihr übrig bleibender Rest dann bei der Bildung der Linsengrube mit eingestülpt wird. Man kann diese Frage wenigstens bezüglich des Kaninchens unbedenklich bejahen. Die Tragweite dieses Zugeständnisses wird aber wesentlich eingeschränkt durch den Zusatz, dass es sich hier keineswegs um eine zusammenhängende Mesenchymlage handelt, sondern nur um einige wenige, vereinzelt liegende, fortsatzlose Mesenchymzellen, die so spärlich sind, dass man sie sozusagen an den Fingern abzählen kann. Aber wenn diese Zellen auch in viel grösserer Menge vorhanden wären, so könnte diesem Befunde noch immer keine grössere Bedeutung für die Frage nach der Entstehung des Glaskörpers zuerkannt werden, denn nicht darauf kommt es an, ob an der Stelle, wo sich der Glaskörper bildet, Bindegewebszellen vorhanden sind oder nicht, sondern darauf, ob die fibrillären Bildungen, in denen wir heute die morphologischen Elemente des Glaskörpers erblicken, aus diesen Zellen entstehen oder aus einer anderen Quelle. So kommt der Frage nach der Gegenwart oder dem Nichtvorhandensein jener primären Bindegewebsschichte zwischen Linse und Augenblase keineswegs jene hohe Bedeutung für das Glaskörperproblem zu, die ihr manche, wie z. B. Cirincione[1]), beilegen. Es ist dies vielmehr eine für dieses Problem sehr nebensächliche Angelegenheit, die nur in der Literatur unverdientermassen zu einer sehr wichtigen, prinzipiellen Frage aufgebauscht worden ist. Wir haben gesehen, was aus diesen spärlichen Zellen wird: sie nehmen bald, sowie sich um sie herum die Glaskörperfibrillen zu entwickeln beginnen, eine eigenartige, an die Verhältnisse amöboider Zellen erinnernde Form an und erhalten

[1]) G. Cirincione, Zur Entwicklung des Wirbeltierauges. Über die Entwicklung der Capsula perilenticularis. Leipzig 1898.

sich auch weiterhin als die ältesten Exemplare der auch im ausgebildeten Auge nachweisbaren Glaskörperzellen. Niemals stehen diese Elemente, in frühen Stadien ebensowenig, wie in der weiteren Entwicklung, in direkter Verbindung mit den sie umstrickenden Glaskörperfibrillen; diese laufen an ihrer Oberfläche ganz einfach hinweg, ohne sich mit dem Protoplasma der Zellen zu verbinden. Davon, dass diese Zellen für die Bildung der Fibrillen von irgend welcher genetischen Wichtigkeit sein könnten, kann keine Rede sein. Möglicherweise sind sie von einem indirekten Einfluss auf diese Vorgänge, etwa dadurch, dass sie gewisse fermentartige Sekrete an das Gerüst abgeben, wodurch das Wachstum der Fibrillen gefördert wird. Oder man könnte daran denken, dass diese kernhaltigen Zelleinschlüsse in dem Syncytium des Fibrillengitters nach dessen Ablösung von den Linsenzellen die mangelnden Zellkerne des Gitters ersetzen. Es wären dies Hypothesen, wie viele andere: Versuche der Einbildungskraft, eine Vorstellung darüber zu bilden, wie die Verhältnisse in Wirklichkeit liegen könnten.

Am häufigsten finden wir den Augenblasenspalt als diejenige Stelle bezeichnet, an der eine zapfenartige Hineinwanderung von Bindegewebselementen in das Innere des Auges erfolgt. Ich kenne diesen „Zapfen"; er besteht lediglich aus dem dünnwandigen Stamme der Arteria hyaloidea, — eine besondere Bindegewebsinvasion besteht daneben keineswegs. Die schmale Rinne im Augenblasenstiel und der Spalt an der ventralen Seite des Augenbechers werden durch das Gefäss völlig ausgefüllt, so dass daneben für den Eintritt von Bindegewebe gar kein Raum vorhanden ist.

Auf das entschiedenste ist die Behauptung zurückzuweisen, dass dem Bindegewebe, das die Augenanlage umfasst, auch in der schmalen kreisförmigen Spalte zwischen dem Äquator des Linsenbläschens und dem Rande des Augenbechers ein Weg für das Hineinwandern in den Glaskörperraum offen steht. In den ersten Stadien lässt sich ein derartiger Spaltraum überhaupt nicht nachweisen. Erst allmählich bildet sich ein kreisförmiger Isthmus, jedoch in der Form eines ausserordentlich schmalen Spaltes, aus. Es ist denn auch dieser Eintrittsweg des Mesenchyms von den Autoren wenig in Anspruch genommen worden. Aber gerade der letzte Forscher auf unserem Gebiete, De Waele, legt auf diesen Weg Gewicht, indem er verschiedentlich betont, dass die fibrillären Bildungen des Glaskörpers durch diese Spalte von vornherein in Zusammenhang stehen mit dem das Auge umgebenden Bindegewebe. Nichts ist unzutreffender als diese Behauptung. Die fibrilläre Füllmasse des Isthmus, die alle Kennzeichen der Glaskörperstruktur darbietet, grenzt sich gegen das Mesenchym an der vorderen Ausmündung dieser Spalte stets in einer scharfen Ebene ab. Man sieht deutlich, wo der Glaskörper aufhört und wo das Mesenchym beginnt. Am klarsten gelingt dieser Nachweis an den nach den gewöhnlichen Methoden, d. h. schwach gefärbten Präparaten, an denen der Glaskörper im Isthmus überhaupt keine Färbung angenommen hat, während das davor

gelegene Mesenchym gefärbt erscheint. Die Fibrillen des Glaskörpers laufen hier in früheren Stadien teils frei aus, teils setzen sie sich bogenförmig in die Fibrillen des Glaskörpers vor der distalen Linsenwand fort; auf einer etwas späteren Stufe heften sie sich an die Cuticularhaut der inneren Lamelle des Augenbechers in der Nähe des Umbiegungsrandes an. Zu dem Mesenchym haben sie niemals Beziehungen. Die beiden Gewebsgattungen, Mesenchym und Glaskörper, sind in ihrem histologischen Habitus völlig verschieden voneinander; das Mesenchym besteht aus locker angeordneten, kernhaltigen Zellen mit wenigen, verhältnismässig groben Fortsätzen, der Glaskörper dagegen stellt sich als ein dichtes, kernloses Geflechte unmessbar feiner Fibrillen dar. Der Übergang der beiden so different beschaffenen Gewebe ineinander wäre kaum anders denkbar, als durch eine sich allmählich einleitende Vermischung beider; eine solche Vermischung ist aber nicht vorhanden, vielmehr stossen die beiden Gewebe unvermittelt aneinander.

Ich gelange nun zur Besprechung der Ansichten von Tornatola, Fischel, Rabl und Addario, nach denen das Fibrillenwerk des Glaskörpers von der inneren Lamelle des Augenbechers, der späteren Retina im weiteren Sinne, gebildet wird. Diese Ansicht kommt unzweifelhaft der Wahrheit schon näher, insofern als sie den Glaskörper als ein Produkt des Ektoderms auffasst. Doch kann man diese Annäherung wohl mehr als eine zufällige bezeichnen, denn im Grunde genommen sind die Voraussetzungen, auf denen sie beruht, ebenso unzutreffend, wie die der alten Bindegewebslehre.

Die Mitteilungen Tornatolas[1]) sind mir im Original nicht bekannt; ich kenne sie bloss aus verschiedenen Referaten. Tornatola lässt darnach die Glaskörperfibrillen aus der innersten Zellenlage der Retina hervorgehen, wobei er es dahingestellt lässt, ob alle hier befindlichen Zellen mit der Fähigkeit, Fibrillen zu bilden, ausgestattet sind oder ob diese Fähigkeit nur besonderen vitreoformativen Zellen zukommt. Mit der membrana hyaloidea, die dieser Art der Erklärung im Wege stehen muss, macht er kurzen Prozess, indem er sie beim Erwachsenen schlechterdings für ein Kunstprodukt erklärt, beim Embryo und beim Fötus dagegen, wo man dergleichen sehen kann, sie nicht als eigentliche Scheidewand zwischen Netzhaut und Glaskörper gelten lässt, sondern sie auf eine Verfilzung der Glaskörperfibrillen zurückführt und demnach schon dem Glaskörper zurechnet.

Mit den Ansichten Tornatolas zeigt der Standpunkt Fischels bis zu einem gewissen Grade Übereinstimmung. Die betreffende Äusserung Fischels findet sich als eine gelegentliche Wahrnehmung in der Abhandlung dieses Forschers über die Regeneration

[1]) S. Tornatola, Origine et nature du corps vitré. Résumé de la communication faite au XII. congrès international de médecine de Moscou. Rev. génér. d'Ophthalm. 14. année. p. 543. — Derselbe: Ricerche embriologiche sull'occhio dei vertebrati. Atti R. Accad. Peloritana, anno 13. — Derselbe: Note intorno alle „Osservazioni sull'origine dell vitreo" del Dott. Carini. Monit. Zool. Ital., anno XI, 1900. p. 106.

der Linse.[1]) An Salamanderembryonen sah Fischel, dass sich an der Grenzzone zwischen pars optica und pars ciliaris retinae die Netzhautzellen nach dem Augeninnern hin in feinste Fäserchen verlängern, die sich zunächst zu einem Netzwerk verflechten; aus diesem gehen wieder feine Fasern aus, die die vordere Grenzschichte des Glaskörpers bilden. Das erwähnte Netzwerk hängt nach hinten zu direkt mit der membrana limitans interna zusammen. Diese Haut fasst Fischel, ebenso wie Tornatola, als das Resultat einer Verfilzung der Glaskörperfibrillen auf und findet, dass sie mit den kegelförmig vortretenden Enden der Stützfasern der Netzhaut verbunden ist. Gleich dem italienischen Forscher kommt also Fischel dazu, die Netzhaut in ihrer ganzen Ausdehnung als die Bildungsstätte des Glaskörpers hinzustellen. Er formuliert seine Ansicht folgendermassen: „Zusammenfassend können wir . . . auf Grund des histologischen Zusammenhanges der membrana limitans interna die vordere Grenzschichte des Glaskörpers selbst und das zwischen diesen beiden Lamellen ausgespannte, den Glaskörper darstellende Netz von Fasern als ein zusammenhängendes Ganze und als ein Produkt der Retina auffassen."

Rabl[2]) widmet der Entstehung des Glaskörpers einen kurzen Passus in seinem grossen, die Entwicklung der Linse behandelnden Werke. Die betreffende Stelle sei hier wörtlich wiedergegeben. Sie lautet folgendermassen:

„Aber nicht bloss die Zonula, sondern auch den Glaskörper sehe ich als eine Bildung an, welche genetisch mit der Retina zusammengehört. Man sehe sich nur einmal die Stelle an, wo beim Embryo der Glaskörper zur Entwicklung kommt. Überall entspricht diese dem Übergang der pars optica retinae in die pars caeca. Hier tritt, wie in den früheren Kapiteln wiederholt betont worden ist, der Glaskörper zuerst in die Erscheinung und von hier breitet er sich weiter aus. In diesem Raum sind aber bei allen niederen Tieren bis zu den Säugetieren hinauf gar keine Mesodermzellen gelegen, welche den Glaskörper bilden könnten. Nur hinsichtlich der Säugetiere könnte man durch die zahlreichen, vielleicht von etwas Bindegewebe begleiteten Gefässe, welche sich zwischen Linse und Augenblase eindrängen, in Versuchung geführt werden, an einen mesodermalen Ursprung des Glaskörpers zu denken; aber die Verhältnisse, die hier vorliegen, sind rein sekundärer Natur, sie finden ihre Erklärung lediglich in dem ausserordentlichen Wachstum der Säugetierlinse, sie haben aber nichts mit der Bildung des Glaskörpers zu tun. Retina, Zonula und Glaskörper sind rein ektodermale Bildungen und gehören genetisch innig zusammen. Mit dieser Auffassung stimmt auch das interessante Bild überein, das unlängst Retzius von der Faserung des Glaskörpers des Frosches gegeben hat. — Ich setze mich durch meine histogenetische Auffassung des Glaskörpers in Widerspruch mit

[1]) A. Fischel, Über die Regeneration der Linse. Anatom. Hefte, herausgeg. v. Merkel u. Bonnet. Bd. XIV, 1900. S. 1 (cfr. S. 28).

[2]) C. Rabl, Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Leipzig 1900. S. 209.

der bisherigen Lehrmeinung. Nur Tornatola hat kürzlich eine ähnliche Auffassung geäussert; mag auch seine Darstellung, die ich nur aus dem Referate in Schwalbes Jahresberichten kenne, wenig vertrauenerweckend sein, so trifft sie, wie mir scheint, in der Hauptsache doch das Richtige."

Hieraus ist also ersichtlich, dass der Standpunkt Rabls von demjenigen Tornatolas und Fischels wesentlich verschieden ist; denn während diese Autoren der ganzen Netzhaut die Fähigkeit zur Bildung des fibrillären Glaskörpergerüstes zuteilen, bezeichnet Rabl eine genau umschriebene Stelle, die Gegend der späteren ora serrata, als die Bildungsstätte dieses Gewebes.

Addarios[1]) Beobachtungen endlich fussen bloss auf Untersuchungen am Auge des Erwachsenen. Demgemäss spricht auch Addario nicht von der ersten Herkunft der Glaskörperfibrillen, sondern bloss von deren Wachstum und Neubildung im entwickelten Auge. Eine Entscheidung über diese Vorgänge schliesst aber ohne Zweifel auch eine Stellungnahme in Bezug auf die erste Entstehung der Glaskörperfibrillen in sich, da es doch kaum anzunehmen ist, dass der Glaskörper im späteren Leben seine morphologischen Elemente von einer anderen Stelle her bezieht, als von derjenigen, der er seine erste Bildung verdankt. Addario gibt an, beobachtet zu haben, dass sich die unmittelbar vor der ora serrata gelegenen unpigmentierten Epithelzellen des Ciliarkörpers in spindelförmige Ausläufer verlängern; diese sollen sich an ihrem Ende in Fasern auflösen, die sich im Balkenwerk des Glaskörpers verlieren. „Es ist also anzunehmen, dass das unmittelbar vor der ora serrata liegende Ciliarepithel das fibrilläre Balkenwerk des Glaskörpers bildet und vermehrt, und es muss deshalb als eine wahre Matrix angesehen werden, durch deren Tätigkeit ein langsames, aber fortdauerndes Wachstum des Glaskörpers stattfindet."

Einer Kritik dieser Anschauungen möchte ich die Bemerkung vorausschicken, dass ihre Widerlegung eigentlich schon in meinen oben dargelegten positiven Untersuchungsergebnissen, aus denen ein anderer Bildungsmodus des Glaskörpers hervorgeht, gegeben ist. Niemals habe ich auch nur die geringste Wahrnehmung machen können, die auf eine genetische Beziehung zwischen Glaskörper und Netzhaut hingewiesen haben würde, und ich glaube kaum, dass mir bei meinen Untersuchungen, die schon in dem Stadium vor dem Auftauchen der ersten Glaskörperfibrillen einsetzen und Schritt für Schritt der Bildungsweise des Glaskörpers bis zu einer verhältnismässig vorgerückten Stufe nachgehen, ein derartiger Hinweis entgangen wäre. Besonderes Gewicht möchte ich mit Spampani[2]) darauf legen, dass das innere Blatt des Augenbechers

[1]) C. Addario, Über die Matrix des Glaskörpers im menschlichen und tierischen Auge. Anatom. Anzeiger, Bd. XXI, 1902. S. 9.

[2]) Spampani, Alcune ricerche sull'origine e la natura del vitreo. Monit. zool. ital. Anno XII, 1901. p. 145.

von allem Anfang an und während aller von mir beobachteten Entwicklungsphasen von einer scharfen, ununterbrochenen Grenzhaut bedeckt ist, die eine Scheidewand zwischen Netzhaut und Glaskörper bildet. Dass sich in Stadien, die über die von mir untersuchten Fötalstufen hinausliegen, noch nachträglich Defekte in dieser Haut bilden sollten, ist denn doch als höchst unwahrscheinlich zu bezeichnen, da man an dieser Haut immer nur die entgegengesetzte Tendenz, nämlich die einer successiven Verdickung, feststellen kann. Die Glaskörperfibrillen haften an der konkaven Fläche dieser Membran und gehen niemals direkt in das Protoplasma der Netzhautzellen über. Einer Vermutung von Kallius[1]) gegenüber möchte ich besonders betonen, dass diese Haut nicht nur im Bereich des hinteren Teiles der inneren Augenbecherwand nachzuweisen ist, sondern auch vorn, in der Nähe des Randes des Augenbechers; ja hier zeigt die Cuticula retinae von gewissen Stadien an sogar noch eine Verstärkung. Angesichts dieser handgreiflich klaren Befunde müssen mir die Angaben Fischels fast rätselhaft erscheinen. Allerdings beziehen sich diese auf Salamanderlarven; ich kann mir aber nicht denken, dass sich der Glaskörper bei einem Wirbeltier aus der Linse, bei einem anderen aus der Netzhaut herausbildet. Da — wie schon oben bemerkt wurde — die Möglichkeit als höchst unwahrscheinlich ausser Betracht gelassen werden kann, dass der Glaskörper in reifem Zustand den Ausfall seiner Fibrillen von einer anderen Quelle her decke, als von dem Gewebsteil, aus dem er embryonal entstanden ist, so muss ich mich auch den Angaben Addarios gegenüber auf den Standpunkt der weitgehendsten Skepsis stellen; möglicherweise lag diesen Angaben eine Verwechslung mit den Zonulafasern zu Grunde, die sich nach den Befunden Schöns und besonders Terriens in Bezug auf ihren Ursprung gerade so verhalten sollen, wie es Addario für die Glaskörperfibrillen angibt.

Zu den Äusserungen Rabls möchte ich mir noch einige Bemerkungen gestatten, insbesondere zu der Angabe, dass die Bildung des Glaskörpers von „dem Übergang der pars optica retinae in die pars caeca“ ihren Ausgang nehme. Was zunächst diese Bezeichnung der Ausgangsstelle betrifft, so glaube ich Rabl so verstehen zu sollen, dass die Fibrillen des Glaskörpers zuerst in einer Gegend des Glaskörperraumes auftreten, die von der Umbiegungsstelle der beiden Lamellen des Augenbechers ineinander nicht fern ist. Die von Rabl angewendete Art der Bezeichnung scheint mir darauf hinzuweisen, dass Rabl den Zeitpunkt der ersten Entstehung des Glaskörpers in ein viel zu spätes Stadium verlegt. Denn die frühen Stufen, denen die ersten Erscheinungen der Glaskörperbildung angehören, liegen weit hinter dem Zeitpunkt zurück, da eine Differenzierung des Innenblattes des Augenbechers in eine pars optica und eine pars caeca erfolgt. Wir

[1]) E. Kallius, Sehorgan. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, herausgeg. v. Merkel u. Bonnet. Bd. X, 1901. S. 479.

HOSPITAL

haben in diesen Stadien und auch noch lange nachher einen einfachen Augenbecher, aus einem inneren, bis zu seinem Rande verdickten, und einem äusseren schmalen Blatte bestehend, und niemand wird an dem inneren Blatte eine pars optica und eine pars caeca unterscheiden können. Bewegt sich doch die ganze vorliegende Untersuchung in Stadien, die noch diesseits jener Differenzierung liegen. Frage ich mich nun, welche Wahrnehmungen Rabl zu der Behauptung veranlasst haben mochten, dass der Glaskörper von einer bestimmten Stelle der Netzhaut und speziell von einem ihrem Randgebiete nahe gelegenen Punkte ausgehe, so vermag ich nur zwei Momente zu finden, die ich hierfür verantwortlich machen könnte. Zunächst vielleicht die Beobachtung, dass in gewissen, verhältnismässig noch immer frühen Stadien im Bereich der schmalen Spalte zwischen dem Randteil des Augenbechers und der Äquatorialgegend des Linsenbläschens, dem Bezirke also, den ich als Isthmus des Glaskörperraumes bezeichnete, die fibrilläre Glaskörpersubstanz von dichterer Beschaffenheit ist, als in weiter hinten gelegenen Gebieten, wodurch der Eindruck hervorgerufen werden könnte, als würde diese Stelle gleichsam einen Bildungsherd der Glaskörpersubstanz darstellen. Besonders leicht mag eine solche Täuschung veranlasst werden an Präparaten, die nach den gewöhnlichen Methoden der embryologischen Technik hergestellt, d. h. vom Standpunkte einer Darstellung der Glaskörperstruktur zu schwach gefärbt sind. An solchen Präparaten zeigt sich nämlich manchmal gerade nur jene vordere dichte Abteilung des Glaskörpers gefärbt, während der weite eigentliche Glaskörperraum trotz seines schon längst angelegten fibrillären Inhaltes ungefärbt geblieben ist, so dass es aussieht, als wäre gerade nur an jener engen vorderen Passage Glaskörpersubstanz vorhanden, weiter hinten dagegen nur eine strukturlose Flüssigkeit. Dieses Bild ist trügerisch. Im Laufe meiner Untersuchungen habe ich nachweisen können, dass jene Verdichtung im Isthmusgebiet, wie wir sie etwa beim 16tägigen Kaninchenembryo oder beim 8 mm langen Katzenembryo sehen können, eine sekundäre Erscheinung darstellt, ein Verhalten, dem ein Zustand vorausgeht, wo sich das Isthmusgebiet gegenüber dem weiter hinten gelegenen Hauptabschnitt des Glaskörperraumes gerade durch seine Armut an Fibrillen und infolgedessen durch seine blasse Färbung auszeichnet. Zweitens glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, dass der hochgeschätzte Prager Forscher durch die Anordnung der Faserung des Glaskörpers in der von ihm auch erwähnten Retziusschen Abbildung des Froschauges, sowie durch analoge eigene Wahrnehmungen im Sinne seiner Anschauung suggestiv beeinflusst worden ist: durch das Bild des Fibrillenbündels, das von einer etwa der ora serrata entsprechenden Stelle der Innenlamelle des Augenbechers ausgehend sich nach hinten wendet, um sich kelchartig in konzentrische, die Linse in parallelen Bögen umkreisende Meridionalfasern aufzulösen. Gar leicht mag durch dieses Verhalten die Vorstellung erweckt werden, als würde dieses Bild einen Hinweis auf eine bestimmte Art der Entstehung der Glaskörper-

fibrillen in sich schliessen, d. h. einen Hinweis darauf, dass die Elemente dieses Fibrillenbündels nicht nur in rein deskriptivem, sondern auch in genetischem Sinne von der Stelle ihren Ursprung nehmen, wo sie vorn angeheftet sind und von der sie in den Glaskörperraum hineinstrahlen. Meine Beobachtungen zeigen aber, dass wir auch hier kein primäres Verhalten vor uns haben, sondern eine Anordnung, die bloss das Resultat einer sekundären Gruppierung der Glaskörperfibrillen ist. Denn anfangs laufen die im Isthmus nach vorn ziehenden Fibrillen frei in dessen vorderer Ausmündung aus, soweit sie nicht in die Fibrillen der Glaskörperschichte auf der distalen Linsenwand übergehen. Später erst, im Zusammenhang mit der nach aussen gekrümmten Verlaufsrichtung der aus dem Isthmus hervortretenden Gefässästchen, lässt sich feststellen, dass sich das den Isthmus erfüllende Bündelchen meridionaler Fasern mehr und mehr der äusseren Isthmuswand, d. h. dem inneren Blatte des Augenbechers, anlegt. Allmählich wird dann aus dieser Anlagerung unter zunehmender Konzentration des Bündelchens eine Verklebung und zuletzt eine Verschmelzung. Diese Verwachsung verbindet aber die Glaskörperfibrillen nicht mit dem Protoplasma der Retinazellen, sondern nur mit der diese auch hier ununterbrochen bekleidenden Cuticula retinae, die an dieser Stelle — wie wir sahen — nicht nur keinen Defekt, sondern im Gegenteil eine mässige Verstärkung zeigt. Auch bei dem Frosch dürfte die in der Retziusschen Figur 10, Tafel XXXII wiedergegebene Anordnung auf eine sekundäre Differenzierung zurückzuführen sein, wozu übrigens noch zu bemerken ist, dass nach den Angaben von Retzius das Bündelchen beim Frosch nicht direkt von der pars ciliaris retinae, sondern nur von einer in ihrer Nähe liegenden, durch das bekannte Ringgefäss des Froschauges gekennzeichneten Stelle des Glaskörpers ausgeht.

So muss ich mich denn entschieden dagegen aussprechen, dass den Randpartieen der inneren Lamelle des Augenbechers und überhaupt einer bestimmten, eng begrenzten Lokalität der Augenanlage eine besondere Bedeutung für die Bildung des Glaskörpers zukommt. Die Entstehung des Glaskörpers nimmt keineswegs von einer umschriebenen Stelle ihren Ausgang, sie leitet sich vielmehr, wie aus meinen Befunden klar hervorgeht, zu gleicher Zeit, und zwar auf einer sehr frühen Stufe, auf der gesamten dem Augenbecher zugekehrten Wandung der Linsengrube ein. Ja, wenn sich mit der allmählich anbahnenden Abschnürung der Linsenanlage auch eine laterale Wandung des Linsenbläschens anlegt, so nimmt auch diese Wand der Linsenanlage an der Glaskörperbildung teil, so dass man sagen kann, dass die Linse von allem Anfang an auf ihrer ganzen Oberfläche Glaskörper bildet. Freilich äussert sich diese Tätigkeit nicht an allen Stellen der Oberfläche mit gleicher Intensität, und merkwürdigerweise macht die Glaskörperentwicklung gerade in dem Isthmusgebiet, also an der Rablschen Stelle, anfangs nur geringe Fortschritte, obgleich man gerade an

dieser Stelle von vornherein eine besonders lebhafte Produktion erwarten dürfte, und zwar mit Rücksicht auf die hier auffallend starken Basalkegel. Diesen äquatorialen Basalkegeln mag vielleicht, bevor sie zu ihrer eigentlichen Bestimmung, der Bildung von Glaskörperfibrillen, schreiten, vorübergehend auch noch eine andere Aufgabe zugeteilt sein, woraus sich ihre besonders kräftige Beschaffenheit erklären liesse. Namentlich schwebt mir hier die Möglichkeit vor, dass sie durch ihre vorübergehende Befestigung am Rande des Augenbeches die Vorgänge bei der Abschnürung und Bildung des Linsenbläschens irgendwie mechanisch befördern.

IV. Zusammenfassung.

Fassen wir nun nach dieser kritischen Auseinandersetzung die Resultate, die sich aus den geschilderten Untersuchungen ergeben, übersichtlich zusammen. Der Glaskörper erweist sich nach den dargelegten Befunden in seiner Gesamtheit als eine Bildung der Linse; Linse und Glaskörper gehören genetisch innig zusammen. Die Fibrillen, aus denen sich der Glaskörper aufbaut, gehen aus den basalen Enden der Linsenzellen als feine protoplasmatische Ausläufer hervor, die bald einer Verästelung unterliegen und durch anastomotische Verbindung mit den Verzweigungen der aus den Nachbarzellen hervorgehenden Glaskörperfibrillen ein zusammenhängendes zartes Gerüst bilden. Sind sämtliche Zellen der Linsenanlage an dieser produktiven Tätigkeit beteiligt oder nur ein Teil davon? Es scheint, dass letzteres der Fall ist; wenigstens findet man in den Schnitten der Linsenanlage niemals, dass sich regelmässig alle Zellen an ihrem unteren Pol in einen Basalkegel verlängern. Man könnte demnach vitreoformative und gewöhnliche Linsenzellen unterscheiden, womit jedoch nicht gesagt sein soll, dass die beiden Zellgattungen wesentlich verschieden voneinander sind; morphologisch lassen sich jedenfalls an den Zellen der einen und der anderen Sorte, abgesehen von dem Vorhandensein und dem Mangel des Basalkegels, keine Unterschiede feststellen. Die Bildung des Glaskörpers aus den Linsenzellen ist nicht als eine Art Sekretion aufzufassen und es wäre demnach gänzlich unangebracht, wie es geschehen ist (Tornatola), den Glaskörper als ein „Sekretgewebe“ zu bezeichnen. Eine solche Auffassung hätte vielleicht bis zu einem gewissen Grade Berechtigung, wenn es sich um Produkte der freien Zellfläche handelte; nun aber handelt es sich hier um morphologische Differenzierungen des basalen Zellpoles; diesem Pole wohnt eine eigenartige Tendenz zu einer faserförmigen Verlängerung und Aufsplitterung inne. Am treffendsten erscheint mir ein Vergleich mit dem Verhalten der Ependymzellen des zentralen Nervensystems. Auch diese stellen sich anfangs, im Stadium des eben zur Abschnürung gelangten Medularrohres, als einfache Epithelzellen dar; mit der Breitenzunahme des Medularrohres gewahren wir dann an ihnen, analog den Verhältnissen bei den Linsenzellen, dass sie sich nach und nach an ihrem basalen

Pol in eine Fibrille, die Ependymfaser, verlängern, die sich dann auch in der weiteren Folge mehr oder weniger zu verästeln pflegt. Näher gerückt wird uns diese Analogie durch den Umstand, dass beide Fibrillengattungen, Glaskörperfibrillen wie Ependymfibrillen, eine mechanische Bestimmung haben. Die Ependymfasern stellen das erste embryonale Stützgerüst des zentralen Nervensystems dar, der Glaskörper dient der Aufgabe, einen bis zu einem gewissen Grade widerstandsfähigen, elastischen Kern des Auges zu bilden und dieses prall zu erhalten. Allerdings wird die Ähnlichkeit dadurch etwas beeinträchtigt, dass die Ependymfasern während ihres ganzen verhältnismässig kurzen Bestandes getrennt voneinander bleiben, während sich bei den Glaskörperfibrillen, schon kurz nachdem sich die ersten Fibrillen angelegt haben, eine anastomotische Vereinigung der Faserstrecken einleitet, namentlich an den aus den Nachbarkegeln hervorgehenden Meridionalfibrillen. Nebenbei gesagt, gelangt mit diesem Nachweis die vielfach diskutierte Frage zur Entscheidung, ob das Fibrillengewirr des Glaskörpers bloss ein verwickeltes Geflecht individuell begrenzter, selbständiger Fasern oder ein einheitliches zusammenhängendes, in seinen Teilen durch substantielle Verschmelzung vereinigtes Gerüstwerk darstellt. Niemals wäre es wohl bei der so unendlich komplizierten Beschaffenheit des Fibrillengewirres möglich gewesen, diese Frage durch das Studium des fertigen Glaskörpers allein endgültig zu lösen; sie lässt sich aber leicht und sicher beantworten dank der Beobachtung des Verhaltens in den ersten Entwicklungsstadien, speziell durch die Feststellung der Anastomosen, die die ersten Meridionalfasern miteinander eingehen. So ist jetzt wohl der Ausspruch berechtigt, dass wir in dem fibrillären Glaskörper ein einheitlich verschmolzenes Gerüstwerk zu erblicken haben, womit natürlich noch nicht gesagt ist, dass es in diesem Gewirr nicht auch an dem einen Ende frei auslaufende Fibrillen gibt. Sicher nachweisen werden sich solche allerdings schwer lassen, doch würde, wenn dieser Nachweis auch gelänge, ihr Vorhandensein der Einheitlichkeit des Gerüstwerkes keinen Abbruch tun. Die Differenz nun, dass Ependym- und Gliafasern selbständige, frei endigende Gebilde, die Glaskörperfibrillen dagegen nur Teile eines zusammenhängenden dreidimensionalen Netzes sind, kann in funktionellen Momenten ihre Erklärung finden; denn wenn auch beide Fibrillengattungen in gleicher Weise mechanischen Aufgaben dienen, so sind diese Aufgaben im einzelnen denn doch wesentlich verschieden. Den Ependym- und Gliafasern teilen wir nach unserer heutigen Auffassung die Bestimmung zu, eine solide Füll- und vielleicht auch Isoliermasse zwischen den Nervenelementen zu bilden, wozu auch der Komplex isolierter Fibrillen ausreicht; die Glaskörperfäserchen dagegen haben einen Widerstand auf bestimmt gerichtete Zug- und Druckwirkungen auszuüben, wozu zusammenhängende, an ihren Kreuzungspunkten organisch verschmolzene, in der Richtung der Spannungstrajektorien angeordnete Fibrillenzüge erforderlich sind.

Zur Netzhaut stehen die Glaskörperfibrillen nur in sekundären Beziehungen. Wenn die Fibrillen aus den Ektodermzellen der proximalen Linsenwand hervorbrechen, stossen ihre zarten radiären Ästchen bei der zu jener Zeit noch spaltförmig schmalen Beschaffenheit des Abstandes zwischen Linse und Augenblase sehr bald auf die ausgehöhlte innere Lamelle des Augenbechers. Dieser Kontakt wird aber sogleich zu einer Verschmelzung, indem die Fibrillenspitzen mit der schon frühzeitig an dieser Lamelle angelegten cuticularen Haut vollkommen verwachsen.

Die Bildung der fibrillären Fortsätze aus den Linsenzellen gehört einer sehr frühen Periode an. Die ersten Anzeichen sind schon vorhanden, sobald sich überhaupt eine Linsenanlage in Form einer Verdickung des Ektoderms über der Augenblase kenntlich macht (10tägiger Kaninchenembryo). Sie äussern sich darin, dass sich eine Anzahl von Zellen der Linsenplatte an ihrem basalen Pol in einen Kegel, den Basalkegel oder Linsenkegel, verlängern. Während sich die bis dahin flach ausgebreitete Linsenplatte zu der Linsengrube vertieft, wachsen diese Kegel zu feinen Fasern aus, die sich auch sofort, soweit es der enge Spaltraum, in dem sie sich befinden, gestattet, zu verästeln beginnen. Dies geschieht am 11. Tage. Ihre Verästelung ist keine unregelmässige, wie etwa die der Protoplasmafortsätze der Nervenzellen, sondern folgt von allem Anfang an einem bestimmten, regelmässigen Typus; man kann sie als kandelaberartig bezeichnen. In dieser Regelmässigkeit der ersten Verzweigung ist die spätere typische Architektur des Glaskörpers schon vorgezeichnet, eine Architektur, die wohl keine zufällige ist, sondern ihre funktionelle, mechanische Bedeutung hat, vergleichbar der Architektur der Spongiosa. Aus der ersten Teilung der Glaskörperkegel gehen meridional verlaufende, die hintere Linsenfläche in senkrechten, konzentrischen Zügen umkreisende Fibrillen hervor. Diese ersten oder primären Meridionalfibrillen behalten ihre Lage dicht an der Linse auch weiterhin bei und bilden in der Folge, indem sie sich miteinander und mit neu entstehenden, sich ihnen auf der Rückseite anschliessenden Meridionalfibrillen verfilzen, die vordere Grenzschichte des Glaskörpers. Diese stellt also den am frühesten angelegten Teil des Glaskörpers dar; an sie schliessen sich die sich neu anlegenden Faserlagen durch eine Art von Apposition in der Richtung von der Linse zur Netzhaut an. In dem Masse, wie sich durch die Wachstumsvorgänge des Auges die Netzhaut von der Linse entfernt, legen sich mehr und mehr Meridionalfaserzüge an, während sich gleichzeitig die Radiärfibrillen durch interstitielles Wachstum verlängern. So müssen wir uns die Zunahme des Glaskörpers in den ersten Stadien vorstellen. Die ersten Meridionalfasern begrenzen mit der hinteren Linsenfläche einen anfangs verhältnismässig weiten, später spaltförmig engen Raum, den Perilentikularraum, eine wohl von Lymphe ausgefüllte Spalte zwischen Linse und Glaskörper. In diesem Raum breiten sich anfangs die Gefässnetze der tunica vasculosa lentis

aus; später, wenn sich das Gefässnetz stärker entwickelt, genügt ihm dieser schmale Raum nicht mehr, und so lagert sich ein Teil seiner Äste unter Durchsetzung der vorderen Grenzschichte in den Glaskörper selbst hinein. Besonders deutlich begrenzt erscheint der Perilentikularraum im Auge des menschlichen Fötus.

Von der ersten Meridionalfaser spriessen die zahlreichen starren, geradlinigen Radiärfasern nach der Netzhaut hin hervor. Sie stellen in mechanischer Beziehung wohl die wichtigsten Elemente des Glaskörpers dar, die Drucktrajektorien, bestimmt, dem auf das Auge einerseits von aussen von seiten der Muskeln, andererseits von innen durch den Turgor des Auges ausgeübten Druck entgegenzuwirken, während die Meridional- und Latitudinalfibrillen, die sich mit diesen Fasern rechtwinklig kreuzen und sie fest miteinander verbinden, ihr Auseinanderweichen zu verhindern haben. In sehr frühen Stadien scheinen sich an der ersten Meridionalfaser auch nach der Linsenseite hin einige derartige Radiärfibrillen anzulegen, die den Perilentikularraum durchsetzen, doch scheinen sie sehr bald, sobald sich das Gefässnetz der Linse ausbildet, zu schwinden.

Wie die Radiärfasern den ersten Meridionalfasern ihre Entstehung verdanken, so dienen sie nun wieder ihrerseits allen weiteren Meridionalfasern zum Ursprung; diese wachsen aus ihnen rechtwinklig hervor. Diese sekundären Meridionalfibrillen mögen weiterhin dann wieder durch senkrecht zur Netzhaut und zur vorderen Grenzschichte des Glaskörpers hinstrebende Äste das System der Radiärfibrillen vermehren. Sämtliche Radiärfibrillen inserieren sich hinten an der Cuticula der Netzhaut (der späteren Hyaloidea), vorn erreichen sie nicht die dieser entsprechende Cuticula lentis, d. h. die hintere Linsenkapsel, sondern endigen schon in der vorderen Grenzschichte des Glaskörpers, eine Endigung, die natürlich genetisch in Bezug auf die Mehrzahl der Fasern einem Ursprung entspricht. Zu diesen beiden Faserkategorien gesellt sich ein drittes System von Fibrillen: ringförmig verlaufende, in sich zurückkehrende Fasern, die — parallel mit dem Äquator des Auges angeordnet — die Achse des Auges mit kleineren und grösseren Ringen umkreisen. Besonders deutlich sind diese Latitudinalfibrillen an zwei Stellen des Glaskörpers ausgeprägt: in dessen Rindenschichte und in dessen schmalem vorderen Teil, dem Isthmus, woraus sich, wie wir sehen werden, teilweise wenigstens die spätere Grenzzone des Glaskörpers gegen den Zonularaum entwickelt. Auch bezüglich dieser Fibrillenzüge kann angenommen werden, dass sie aus radiären Fibrillen hervorgehen; zu welchem Zeitpunkt aber dieses Hervorwachsen erfolgt, vermag ich nicht bestimmt anzugeben; nach allem, was ich gesehen habe, dürften sie etwas später in die Erscheinung treten, als die beiden anderen Fibrillenkategorien. So finden wir dieses System beim 16tägigen Kaninchen erst im Bereich des Isthmus entwickelt, während es beim 8 cm langen menschlichen Fötus schon in der ganzen Ausdehnung des Glaskörpers hervortritt.

Als eine vierte Art von Glaskörperfibrillen können die regellosen Ästchen be-

zeichnet werden, die von all diesen regelmässigen Fasern entspringen; diese sind es hauptsächlich, die dem Glaskörpergerüst seinen geflechtartigen Charakter verleihen. Sie treten verhältnismässig früh auf, erreichen wohl aber erst später ihre volle Entfaltung. Bemerkt sei jedoch, dass sich bezüglich dieser Fibrillen die Forschung auf einem sehr unsicheren Boden bewegt, indem man nur schwer feststellen kann, wie weit das Erscheinen solcher unregelmässiger Fädchen einem präformierten Verhalten oder einem Kunstprodukt entspricht.

Eines der interessantesten Resultate vorliegender Untersuchung ist, dass sich die Bildung des Glaskörpergewebes anfangs nicht nur auf die hintere Fläche der Linse beschränkt, sondern dass sich in frühen embryonalen Stadien auch auf der distalen, dem Ektoderm zugewandten Seite des Linsenbläschens eine schmale Schichte von Glaskörper, aus typischen Glaskörperfibrillen bestehend, nachweisen lässt. Sie schwindet erst, wenn das Mesenchym zwischen Linse und Ektoderm hineinzuwuchern beginnt; beim Kaninchen ist ihr Schwund am 15. Tage vollendet. Man kann also sagen, dass die Linse anfangs an ihrer ganzen Oberfläche Glaskörper entwickelt; während aber an der Rückfläche der Linse diese Produktion zu dauernden Bildungen führt, lassen sie an der vorderen Fläche die besonderen lokalen Verhältnisse nur vorübergehend zur Geltung gelangen.

Kurze Zeit schon nach der ersten Anlage des Fibrillenwerkes stellt sich eine überraschende Erscheinung ein: die vollkommene Abtrennung dieses Gitters von seinem Mutterboden, der Linse. Schon während sich das Linsengrübchen zum Linsenbläschen schliesst, leitet sich dieser Vorgang allmählich ein durch den Schwund eines Teiles der Linsenkegel. Ist die Abschnürung der Linse — am 12. Tage — vollzogen, so finden wir nur noch spärliche Linsenkegel; am 13. Tage verschwindet dann auch dieser Rest. Damit hat das Fibrillenwerk des Glaskörpers nun allen Zusammenhang mit dem embryonalen Organ, woraus es hervorgegangen ist, dem Linsenbläschen, verloren. Auffallend ist, wie frühzeitig diese Ablösung erfolgt; kann man doch sagen, dass der Glaskörper zu diesem Zeitpunkt erst in seinem ersten Keim vorhanden ist. Die Ektodermzellen der Linse liefern sozusagen nur die erste Grundlage für die Bildung des Glaskörpers; der Schwerpunkt seines Wachstums und seiner Ausgestaltung liegt jenseits des Zeitpunktes der Abschnürung von der Linse. Das Gerüst erscheint uns von diesem Zeitpunkt an sozusagen als ein selbständiges Individuum, als ein kernloses, einheitliches Syncytium, ausgerüstet mit den Bedingungen einer in sich selbst begründeten weiteren Entfaltung. Eines neuen Anschlusses an ein anderweitiges kernhaltiges Protoplasma bedarf dieses Fibrillenwerk nicht, da es, ebenso wie etwa die collagenen Bindegewebsbündel oder die elastischen Fasern, vollkommen im Besitze der Fähigkeit ist, selbständig Stoffe zu assimilieren und sich hierdurch weiter zu entfalten. Vom allgemein-biologischen Standpunkte verdient

hierbei besonders der Umstand Beachtung, dass wir hier das Phänomen der selbständigen Weiterentwicklung an einer netzförmig angeordneten Protoplasmamasse sehen, die eines Zellkernes entbehrt, während bekanntlich bei einzelligen Organismen mit dem Verlust des Kernes stets die Fähigkeit des Wachstums und der Vermehrung verloren geht.

Die Vorstellung von der Vermehrungsweise des Gerüstes wird wesentlich erleichtert durch den Umstand, dass sich die wichtigsten Glaskörperfibrillenzüge rechtwinklig kreuzen. Man kann sich den Vorgang dank diesem Umstande leicht in der Weise vergegenwärtigen, dass sich das Wachstum und die Ausgestaltung des Gerüstwerkes lediglich in der Weise vollzieht, dass aus den vorhandenen Fibrillen immer neue und neue Seitenäste hervorspriessen, und zwar in bestimmten, der Architektur des Glaskörpers entsprechenden Richtungen. Zu der etwas schwieriger vorstellbaren Annahme einer Vermehrung der Fibrillen durch Längsspaltung, wie sie bei einem durchgehends parallelen Verlauf der Glaskörperfibrillen unvermeidlich wäre, braucht man bei dieser Sachlage nicht seine Zuflucht zu nehmen; der Umstand, dass die Fibrillen in den embryonalen Stadien zumeist etwas gröber sind, als im vorgeschrittenen oder entwickelten Glaskörper, nötigt keineswegs zu dieser Annahme.

Die Ursachen für die so frühzeitige Ablösung des Glaskörpergitters von der Linse sind nicht festzustellen, weder in der Richtung eines teleologischen Erklärungsversuches, noch in der einer mechanischen Analyse. In erster Hinsicht könnte es scheinen, als würde die Linse deshalb so früh schon ihre glaskörperbildende Tätigkeit einstellen, um ihre volle Kraft der Bildung von Linsenfasern zuwenden zu können. In mechanischer Hinsicht könnten namentlich zwei Momente in Betracht gezogen werden. Erstens die allmählich sich steigernde Tendenz der Linsenzellen, sich an ihren Basalflächen zu einer Cuticula, der späteren Linsenkapsel, zu verdichten, welcher Tendenz natürlich die aus zartem Protoplasma bestehenden Basalkegel zum Opfer fallen müssen. Zweitens, und vielleicht mit grösserer Berechtigung, kann an einen ursächlichen Zusammenhang zwischen dem Verstreichen dieser Kegel und der Entwicklung der tunica vasculosa lentis gedacht werden, namentlich mit Rücksicht auf das bestimmt nachweisbare zeitliche Zusammentreffen beider Vorgänge und insbesondere auch auf jene Beobachtung bei dem 8 mm langen Katzenembryo, dass hier bei einem verhältnismässig vorgerückten Entwicklungsstadium des Glaskörpers und der Linse, im Zusammenhange offenbar mit der noch unentwickelten Beschaffenheit der inneren Augengefässe, die Linsenkegel sich noch erhalten zeigen. Dieser ursächliche Zusammenhang ist aber nicht in dem Sinne zu deuten, dass die Linsenkegel von den wuchernden Gefässsprossen einfach durchquert werden, sondern in einer anderen Form, denn man findet zu der Zeit, da die Basalkegel verstreichen, ihren Schwund auch an solchen Stellen der hinteren Linsenfläche angebahnt, die den

Lücken zwischen den Blutgefässästen entsprechen, wo demnach an eine derartige grobmechanische Einwirkung nicht zu denken ist.

In dem Umstande, dass die Basalkegel so früh verschwinden und der Glaskörper sich dadurch schon so frühzeitig von seiner Bildungsstätte ablöst, erkennen wir ein Moment, das zur Verhüllung der Herkunft des Glaskörpers wesentlich beitragen muss und dem vielleicht auch zuzuschreiben ist, dass die Entstehung dieses Gewebes der Forschung bisher gänzlich verhüllt blieb. Ja es hat den Anschein, als würde es der Glaskörper darauf abgesehen haben, jede Spur seiner Abstammung aus der Linse zu verwischen und dadurch die Forschung irre zu führen, denn von dem Momente seiner Ablösung an weist er nur oberflächliche Kontaktbeziehungen zu der Linse auf, während er sich andererseits an die Netzhaut innig anschliesst und an ihr vermöge seiner an der Cuticula retinae inserierenden Fibrillen Stütze und Befestigung findet, als würde hier ein Gewebe vorliegen, das seiner ganzen Anlage nach mehr zur Netzhaut als zur Linse gehört.[1])

Während anfangs die Bildung der Fibrillen gleichmässig vor sich geht, zeigen sich nach einiger Zeit schon einige Differenzierungen in dem Gerüst, indem stellenweise eine stärkere Vermehrung der Fibrillen Platz greift; weitere Differenzierungen kommen dadurch zu stande, dass einzelne bestimmte Richtungen in dem Gerüst durch Verdickung und Verfilzung der Fibrillen stärker hervortreten. Auf diese Weise kommt es zur Bildung bestimmter Verdichtungszonen im Glaskörper. Die Untersuchungen von Retzius, in denen dieser Punkt ausführliche Berücksichtigung findet, zeigen, dass die volle Ausgestaltung dieser Verdichtungen verhältnismässig späten Stadien, nämlich der späteren fötalen und der postfötalen Periode, angehört; immerhin aber kann man sagen, dass ihre erste Anlage schon ausserordentlich früh erkennbar ist. Die erste Verdichtung stellt sich an der vorderen, der Linse zugekehrten Grenzfläche des Glaskörpers ein. Ihre Grundlage wird durch die Reihe der primären Meridionalfasern gebildet, denen sich in der Folge an der Rückfläche weitere Lagen von Meridionalfibrillen in dichter Anordnung anschliessen; hierdurch kommt ein verdichtetes Grenzgebiet des Glaskörpers nach

[1]) Es lassen sich auch noch andere Momente namhaft machen, die der Erkenntnis der Bildungsweise des Glaskörpers hinderlich sein könnten. So kommt z. B. sehr viel auf die Wahl des Untersuchungsobjektes an. Säugerembryonen scheinen nach meinen Beobachtungen für das Studium der Glaskörperentwicklung besonders günstig zu sein, während z. B. Hühnerembryonen hierfür kein vorteilhaftes Untersuchungsmaterial abgeben, wie ich dies den Untersuchungen entnehme, mit denen Herr stud. med. A. Szili gegenwärtig in meinem Institut beschäftigt ist. Die Glaskörperfibrillen im Auge junger Hühnerembryonen sind so ausserordentlich zart, dass ihre Darstellung grossen technischen Schwierigkeiten begegnet. Mit dieser ihrer zarten Beschaffenheit hängt wohl auch zusammen, dass hier ausgesprochene Linsenkegel nicht zur Wahrnehmung kommen und das Hervorwachsen der Fibrillen aus den Linsenzellen direkt kaum zu beobachten ist. Gleichwohl spricht alles dafür, dass die Fibrillen des Glaskörpers auch hier dieselbe Herkunft haben, wie beim Säugetier, so vor allem schon die Tatsache, dass auch hier vorübergehend an der distalen Wand des Linsenbläschens eine Glaskörperschichte zur Entwicklung kommt.

vorn gegen die Linse zu stande. In den Stadien, über die sich meine Erfahrungen erstrecken, gewahren wir allerdings nur die ersten Momente dieses Vorganges; die Grenzschichte ist hier noch höchst unbedeutend und wird von den anderen Verdichtungszonen überflügelt.

Eine zweite Stelle, an der sich eine dichte Ansammlung der Fibrillen einleitet, ist die der Netzhaut unmittelbar anliegende peripherische Zone des Glaskörpers. Sie führt keineswegs zur Bildung einer Grenzmembran, etwa zu der der Hyaloidea, auch nicht zur Entstehung einer schmalen Verdichtungszone wie vorn, wohl aber zur Anlage einer verhältnismässig breiteren, dichter gebauten Rindenschichte, wie sie an dem Glaskörper schon seit vielen Jahren, besonders seit den Untersuchungen von Haensell[1]), bekannt ist. Die Rindenschichte baut sich hauptsächlich aus Meridionalfasern auf, wozu noch latitudinale Fibrillen hinzukommen; auch von dieser Zone fand ich an den mir vorliegenden Stadien nur die ersten Andeutungen vor.

Am ausgesprochensten ist die Verdichtung, die in verhältnismässig frühen Stadien in dem Gebiete des Isthmus, d. h. in dem schmalen, ringförmigen Spaltraum zwischen dem Linsenäquator und dem Randteil des Augenbechers zu stande kommt. Die Abteilung des Glaskörpers, die diese Spalte ausfüllt, zeichnet sich anfangs gerade durch ihre lockere, an Fasern arme Beschaffenheit aus; nur ein Teil der Meridionalfasern, die sich in dem Raume zwischen Linse und Augenhintergrund in konzentrischen Bögen aneinanderscharen, ragen anfangs in das Isthmusgebiet hinein, die meisten hören schon früher auf. Erst von einem bestimmten Zeitpunkt, beim Kaninchen vom 14. Tage an, gewahren wir eine allmählich zunehmende Verdichtung dieses Glaskörperanteiles. Sie lässt sich auf zwei Momente zurückführen. Erstens auf den Umstand, dass nun wohl schon alle Meridionalfibrillen des Glaskörperraumes bis in den Isthmus hineinreichen, wobei sie sich wegen der Verschmälerung des ihnen zugewiesenen Raumes mehr und mehr eng zusammenordnen und schliesslich auf den Präparaten förmlich ein kompaktes Bündel bilden müssen, ein Bündel, das — nebenbei gesagt — auch sehr bald einen insertionsartigen Anschluss an die Cuticula der Netzhaut unweit vom Rande des Augenbechers gewinnt. Zweitens auf das Moment, dass im Isthmus ausser den Meridionalfasern auch ein System von zirkulär verlaufenden Latitudinalfibrillen auftritt, Fasern, die den Linsenäquator in konzentrischen Ringen umkreisen. Diese Faserzüge lassen sich schon bei dem 16tägigen Kaninchen feststellen, viel klarer treten sie aber bei dem 8 cm langen menschlichen Fötus hervor. Die Verdichtung des Glaskörpers im Isthmus ist übrigens bei den Embryonen der einzelnen Tiere nicht gleich ausgesprochen. Am

[1]) P. Haensell, Recherches sur la structure et l'histogénèse du corps vitré normal et pathologique. Thèse de Paris 1888.

stärksten scheint sie beim Rindsembryo ausgeprägt zu sein. Hier sind die Fibrillen im Isthmus so dicht gedrängt, dass sie fast zu einer homogenen Substanz verbacken erscheinen.

Fragen wir uns, welche Bedeutung dieser im Isthmus auftretenden Verdichtung des Glaskörpers zukommt, so können wir hierfür nur die Erklärung finden, dass sie einerseits als vorderster Abschnitt der Rindenlage des Glaskörpers aufzufassen, andererseits aber dahin zu deuten ist, dass wir hier die erste Anlage jenes verdichteten Gebietes vor uns haben, wodurch sich der Glaskörper gegen das Gebiet der Zonula und des Petitschen Raumes, den Zonularraum Czermaks, abgrenzt. Wir müssen uns hier zunächst darüber klar werden, dass der embryonale Isthmus, d. h. der schmale längliche Raum zwischen dem Randgebiete des Augenbechers und der Äquatorialgegend des Linsenbläschens, keineswegs der Gegend der späteren Zonula entspricht, sondern einem unmittelbar dahinter befindlichen, später nicht mehr abgegrenzten Abschnitt des Glaskörperraumes. Der Winkel zwischen Iris, Ciliarkörper, Linse und Glaskörper, der die hintere Kammer, die Zonula mit dem Petitschen Raum und die dahinter befindlichen, von Salzmann[1]) beschriebenen Spalträume in sich begreift, ist als etwas neu Entstandenes aufzufassen; er kommt erst in Stadien, die über die von mir in dieser Arbeit berücksichtigten Stufen hinausliegen, dadurch zu stande, dass von dem vorderen Rande des Augenbechers aus die faltenartige zweiblättrige pars caeca retinae als ein Novum hervorwächst. Hand in Hand mit diesem Hervorwachsen vergrössert sich auch die Linse, so dass die vorwuchernde zweireihige Epithelplatte nicht von ihrem Ursprung an vor die Linse zu liegen kommt, sondern eine Strecke weit ihrer umfangreicher gewordenen Äquatorialseite entlang zu wachsen hat. So kommt also zwischen der pars caeca und der Linse jener neue Raum zu stande, während gleichzeitig das Gebiet des Isthmus infolge der zunehmenden Ausdehnung des Auges mehr und mehr seine Abgrenzung als besonderes Gebiet verliert und schliesslich spurlos in dem weiten Glaskörperraum aufgeht. In jenem neu entstandenen, vor dem Glaskörper liegenden und der Glaskörperfibrillen von vornherein entbehrenden Raume legen sich nun die Zonulafibrillen an. Über die Art und Weise ihrer Entstehung verfüge ich über keine positiven Erfahrungen, da meine Untersuchungen schon vor dem Zeitpunkt ihrer Bildung abbrechen; indirekt lassen sich aber aus meinen Beobachtungen dennoch gewisse Anhaltspunkte für diese Frage entnehmen. So kann ich namentlich nicht umhin, hervorzuheben, dass ich in meinen Beobachtungen kein Moment finden konnte, das für die Annahme sprechen würde, dass die Zonulafasern einfach stärker ausgeprägte Glaskörperfibrillen sind und so „Retina, Zonula und Glaskörper genetisch innig zusammengehören“. Im besonderen möchte ich in dieser Hinsicht darauf hinweisen, dass im vordersten, den Isthmus ausfüllenden

[1]) M. Salzmann, Die Zonula ciliaris und ihr Verhältnis zur Umgebung. Leipzig u. Wien 1900. S. 42.

Abschnitte des Glaskörpers Radiärfibrillen, aus denen sich doch diese Fasern herausbilden müssten, in allen Stadien, die mir vorlagen, gänzlich fehlen. So fällt also schon die Möglichkeit einer Bildung der Zonula aus dem stärkeren Hervortreten eines Systems von Anfang an präformierter, analog verlaufender Glaskörperfibrillen weg, und es müsste schon angenommen werden, dass sich die Zonulafasern in verhältnismässig späten Stadien sekundär in dieser Partie des Glaskörpers anlegen. Nun wissen wir aber, dass sich diese vorderste Abteilung des Glaskörpers, worin jene neue Bildung erfolgen müsste, von gewissen Stadien an durch ihre ausserordentlich dichte Beschaffenheit auszeichnet, so dass die Vorstellung, dass in dieser Masse noch neue, und zwar mit den vorhandenen Faserrichtungen sich rechtwinklig kreuzende Fibrillen entstehen sollten, auf Schwierigkeiten stossen muss. Aber in dieser Form halte ich die Frage überhaupt nicht für diskutierbar, denn — wie gesagt — entspricht das Gebiet des Isthmus durchaus nicht der Stelle der späteren Zonula. Denn der Isthmus wird bis zu seiner vorderen Ausmündung von einem stark verdickten Abschnitt der inneren Lamelle des Augenbechers, also von der Anlage von Retina nach aussen begrenzt, während die Zonulafasern nicht aus der Retina entspringen, sondern aus einer vor der ora serrata gelegenen Abteilung der pars caeca. So müsste also die Annahme einer Entstehung der Zonulafasern aus einer Verstärkung der gewöhnlichen Glaskörperfibrillen die weitere Annahme voraussetzen, dass der Glaskörper in jenen neu entstandenen Raum, der später die Zonula in sich fasst, hineinwächst, wonach sich dann aus diesem neugebildeten Glaskörperanteil die Zonulafasern herausdifferenzieren, während die übrigen Fibrillen dem Schwunde verfallen. Viel einfacher als diese komplizierte Reihe von Voraussetzungen erscheint mir die Annahme, dass, wenn einmal die pars caeca hervorgewachsen ist, die Zonulafasern sich in ganz selbständiger Weise, unabhängig von dem Glaskörper, anlegen. Nach dieser Auffassung wäre also die Zonula ein späteres Produkt als der Glaskörper und würde sich in einer Region bilden, wo sich niemals Glaskörper befunden hat. Aus alldem würde aber nur so viel hervorgehen, dass die Zonula nicht aus dem Glaskörper entsteht, und es bleibt immer noch die Frage offen, aus welcher Grundlage und in welcher Weise sich die Zonula entwickelt. Hierüber stehen mir — wie gesagt — keine Erfahrungen zu Gebote, und ich kann nur Vermutungen äussern, namentlich kann ich nicht umhin, zu erklären, dass mir die Ansicht Schöns[1]) und Terriens[2]), denen sich neuerdings auch O. Schultze[3]) anschliesst, recht plausibel scheint, dass diese Fasern aus den Epithel-

[1]) W. Schön, Zonula und ora serrata. Anat. Anzeiger, Bd. 10. 1895. S. 360.

[2]) F. Terrien, Recherches de la structure de la rétine ciliaire et l'origine des fibres de la zonule de Zinn. Thèse de Paris 1898.

[3]) O. Schultze, Mikoskropische Anatomie der Linse und des Strahlenbändchens. Graefe-Saemisch, Handbuch der gesamt. Augenheilkunde. 2. Aufl. Bd. I. 1901. S. 24.

zellen der pars ciliaris retinae hervorwachsen. Herr stud. med. A. Szili legte mir Präparate dieser Gegend des entwickelten menschlichen Auges vor, die in Übereinstimmung mit den Angaben und Abbildungen Terriens dafür zu sprechen schienen, dass die Fibrillen der Zonula keineswegs schon — wie Salzmann behauptet — in einer Verschmelzung mit der Glashaut dieser Epithelstrecke endigen, sondern dass einzelne von ihnen direkt zwischen die Epithelzellen hinein zu verfolgen sind. Es wäre durch eine solche Herkunft ein gewisser Gegensatz zwischen Glaskörper und Zonula gegeben, indem der Glaskörper aus der Linse, die Zonula dagegen aus der pars caeca retinae hervorgehen würde, ein Unterschied, mit dem auch der Umstand in Einklang stünde, dass Glaskörper und Zonula in der Färbung verschieden reagieren, indem, wie Agababow[1]) nachgewiesen, die Zonulafasern der Weigertschen Neurogliafärbung zugänglich sind, die Glaskörperfibrillen dagegen nicht.[2]) Zonulafasern und Glaskörperfibrillen unterscheiden sich übrigens auch schon durch die Verschiedenheit ihres Ansatzes, indem die ersteren an die Linsenkapsel herantreten, während die Glaskörperfibrillen niemals die Linse erreichen. Diese fragmentarischen Äusserungen über die Zonulafrage möchte ich keineswegs als bestimmte Stellungnahme meinerseits aufgefasst wissen, sondern lediglich als Gedanken und Vermutungen, die bei einer zukünftigen Forschung vielleicht Verwendung finden könnten.

Die letzte Differenzierung in der Anordnung der Glaskörperfibrillen, die noch zur Sprache zu bringen wäre, ist die Bildung eines Glaskörpertrichters, d. h. einer besonders strukturierten zentralen Abteilung des Glaskörpers in der Umgebung der den Glaskörperraum von der Sehnervenpapille zur hinteren Linsenfläche frei durchsetzenden Arteria hyaloidea. Die Stadien, die ich berücksichtigt habe, liegen hinter dem Zeitpunkt zurück, wo diese Differenzierung ihren Höhepunkt erreicht. Aus den Mitteilungen und besonders den Abbildungen von Retzius geht hervor, dass diese Differenzierung in ihrer voll ausgebildeten Gestalt verhältnismässig spät, so z. B. erst beim neugeborenen Kaninchen und beim sechsmonatlichen menschlichen Fötus, ausgeprägt ist. Nur wenige Einzelheiten sind es, die ich daher aus meinen Befunden bezüglich dieser Differenzierung ableiten kann, so namentlich die Tatsache, dass die geflechtartige Grenzschichte, die den Trichter von den weiter auswärts gelegenen Teilen des Glaskörpers scheidet, hauptsächlich aus zwei Fibrillengattungen besteht. In erster Reihe beteiligen sich an ihrer Bildung

[1]) A. Agababow, Untersuchungen über die Natur der Zonula ciliaris. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. L. 1897. S. 563.

[2]) Auch bei der Safrarinfärbung verhalten sich Zonulafasern und Glaskörperfibrillen verschieden, indem erstere den Farbstoff viel energischer festhalten als letztere. Graf Spee, der hierauf aufmerksam macht, hält daher auch die beiden Fasergattungen für substantiell verschieden. Bezüglich der Zonulafasern spricht er sich dahin aus, dass sie mit grosser Wahrscheinlichkeit eine Art Cuticularbildung der Epithelzellen darstellen. (Graf Spee, Über den Bau der Zonulafasern und ihre Anordnung im menschlichen Auge. Verhandl. d. Anatom Gesellschaft. XVI. Versammlung. 1902. S. 236.)

Meridionalfasern, die, aus den vordersten Abteilungen des Glaskörpers ausgehend, an der Stelle, wo sich die kegelförmig angeordnete Verästelung der Arterie an die Linse anschliesst, sich nach hinten umkrümmen und, der Arterie entlang laufend, sie bis zur Einpflanzungsstelle des Augenstils begleiten; hier scheinen sie sich an die Cuticula retinae dieser Gegend anzuheften. Einen zweiten Bestandteil bilden ringförmige, den Kegel in konzentrischen Kreisen umfassende Latitudinalfasern. Der Inhalt des Trichters besteht, abgesehen natürlich von den Blutgefässen, ebenfalls nur aus Glaskörperfibrillen, die aber, wie dies von Retzius sehr anschaulich geschildert und vortrefflich abgebildet wurde, in ihrer Anordnung die Tendenz zeigen, ein viel lockereres Geflecht zu bilden, als der ausserhalb des Trichters gelegene Glaskörperabschnitt, ja die stellenweise sogar schon in verhältnismässig frühen Stufen grössere Lacunen zwischen sich fassen, die von einer strukturlosen Flüssigkeit ausgefüllt sind. So sehen wir also schon in Embryonalstadien gewissermassen den Beginn einer Verflüssigung des Glaskörpers in dieser zentralen Abteilung sich einleiten. Die Richtung der Fibrillen innerhalb des Glaskörpertrichters ist in der Hauptsache eine longitudinale, d. h. mit der Arterie parallele, doch laufen die Fasern keineswegs geradlinig, sondern bilden miteinander ausgiebige Verflechtungen. Diese Richtung berechtigt zur Annahme, dass wir hier Fibrillen vor uns haben, die zu dem System der Radiärfibrillen gehören.

Meine Befunde setzen mich auch in den Stand, mich über die Frage nach der Herkunft der Linsenkapsel und der membrana hyaloidea zu äussern. Was zunächst die Linsenkapsel betrifft, so kann meiner Meinung nach kein Zweifel darüber bestehen, dass sie einer cuticularen Ausscheidung der Zellen des Linsenbläschens ihren Ursprung verdankt. Natürlich ist sie nicht den Cuticularhäuten zu vergleichen, die sich auf der freien Oberfläche von Epithelien anlegen, sondern den Basalmembranen oder den membranae propriae, die sich an den unteren Zellpolen, oft an der Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe, bilden. Kölliker[1]) war es bekanntlich, der im Jahre 1861 zuerst diese Art der Entstehung der Linsenkapsel vertrat. Ihm widersprachen Sernoff[2]), Lieberkühn[3]) und Arnold[4]), die die Linsenkapsel als eine Bildung des Mesoderms auffassten. Seit den sehr ausführlichen und gründlichen Darstellungen von Kessler (a. a. O. S. 45), die jüngst auch durch den Anschluss Rabls (a. a. O. S. 13) und O. Schultzes[5]) eine Kräftigung erfahren haben, kann die Köllikersche Anschauung

[1]) A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Leipzig 1861. S. 279 u. 297.

[2]) D. Sernoff, Zur Entwicklung des Auges. Zentralblatt f. d. medizin. Wissenschaften, 1872. S. 193.

[3]) N. Lieberkühn, Über das Auge des Wirbeltierembryos. Schriften d. Gesellsch. z. Beförderung d. gesamt. Naturw. zu Marburg. Kassel 1872. S. 42.

[4]) J. Arnold, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges. Heidelberg 1874. S. 25.

[5]) O. Schultze, Mikroskopische Anatomie der Linse und des Strahlenbändchens. Graefe-Saemisch, Handbuch d. gesamt. Augenheilkunde. 2. Aufl. Leipzig 1900. Bd. I. S. 15.

wohl als die allgemein angenommene gelten. In der Tat ist es auch nicht schwer, sich von ihrer Richtigkeit zu überzeugen. Man kann ja durch successive Untersuchung verschiedener Stadien von Schritt zu Schritt verfolgen, wie sich auf der Basalfläche der Linsenzellen, noch bevor sich das Gefässnetz um die Linse herum angelegt oder völlig entwickelt hätte, eine zuerst unscheinbar feine Grenzlinie anlegt, die sich dann ganz von selbst, ohne jede fremde Zutat, allmählich verdickt. Es wäre auch nicht recht zu verstehen, in welcher Weise sich Bindegewebe an der Bildung dieser Haut beteiligen sollte. Sie ist ja, wenn einmal die Basalkegel völlig geschwunden sind, kontinuierlich und überall gleichmässig entwickelt, und so könnte man sich die Entstehung dieser Haut aus bindegewebigen Elementen nur in der Weise vorstellen, dass sich etwa eine epithelartig zusammenhängende Schichte von Bindegewebszellen auf die ganze Oberfläche des Linsenbläschens lagert, die dann jene Cuticula ausscheidet. Wer hat aber jemals eine derartige Anlagerung gesehen? Es findet sich zu der Zeit, da die Linsenkapsel entsteht, überhaupt kein Bindegewebe in der Umgebung der Linse, abgesehen von den Blutgefässen, die aber niemals eine ganz zusammenhängende Lage bilden. Bei dem Katzenembryo haben wir schon eine verhältnismässig starke Linsenkapsel, bevor eine tunica vasculosa lentis entwickelt ist. Noch stärkeren Widerspruch als die Sernoffsche Lehre, müssen die merkwürdigen, aus der letzten Zeit stammenden Anschauungen von Damianoff[1]) hervorrufen. Nach Damianoff soll sich die Linsenkapsel aus drei Schichten zusammensetzen, die allerdings bloss mit Hilfe der Silberbehandlung auseinanderzuhalten sind. Jede von den dreien soll eine verschiedene Herkunft haben: die eine eine richtige Cuticula lentis, d. h. eine Ausscheidung der Linsenzellen, die mittlere eine amorphe Gefässausscheidung sein, und die äussere durch direkte Umwandlung der sich rückbildenden Gefässe der tunica vasculosa lentis entstehen. Es wäre denn doch ein ganz merkwürdiger Fall, dass sich eine so einheitlich aussehende cuticulaartige Haut, wie es die Linsenkapsel ist, aus drei so verschiedenen Bestandteilen zusammensetzt, von denen zwei sogar verschiedenen Keimblättern entstammen. Ich möchte hierzu noch bemerken, dass das Auftreten einer konzentrischen Streifung in cuticularen, von Epithelzellen ausgeschiedenen Membranen keine Seltenheit ist; ich sah z. B. eine derartige Streifung sehr schön ausgesprochen in der Zonula pellucida des reifen Kaninchencies. Dass an der Linsenkapsel auf verschiedene chemische Einwirkungen hin eine Streifung auftritt, ist eine längst bekannte Tatsache.

In Bezug auf die Hyaloideafrage vermag ich folgendes anzugeben. Ich fand, dass an der Netzhaut von allem Anfang an, d. h. schon vom Stadium der noch nicht ein-

[1]) G. Damianoff, Recherches histologiques sur le crystalloide et sur la Zonule de Zinn. Thèse de Montpellier, 1900.

gestülpten Augenblase an, eine cuticulare Grenzlinie vorhanden ist, ohne Frage ein Produkt der basalen Pole der Netzhautzellen. Sie verdickt sich allmählich, wenn auch sehr langsam, und bildet schon beim 8 cm langen menschlichen Fötus eine ziemlich starke homogene Haut. Ausser dieser einen Cuticula ist zwischen Netzhaut und Glaskörper keine weitere Scheidewand vorhanden; an ihr inserieren sich auf der konvexen Seite die Basalverdickungen der Müllerschen Stützzellen; ihr liegen hier die Opticusfasern der Netzhaut unmittelbar an. Und auch auf der konkaven Seite befestigen sich direkt an ihr die radiären Glaskörperfibrillen. Wenn auch ein Produkt der Netzhaut, gehört diese Haut vermöge dieser beiderseitigen Verbindungen beiden Gebilden, zwischen die sie eingeschaltet ist, der Netzhaut und dem Glaskörper, gemeinsam an, ja man kann sie von gewissen Stadien an sogar mit mehr Berechtigung dem Glaskörper, als der Netzhaut zuteilen; zeigt sie doch einen festeren Anschluss an diesen, als an die Retina, was sich daraus ergibt, dass sie nach dem Zeugnisse von Retzius bei der Herausnahme des Glaskörpers aus dem Augeninnern stets mit dem Glaskörper entfernt wird und sich als eine glashelle, verhältnismässig feste, mit dem Glaskörper innig verbundene Grenzhaut desselben darstellt. Schon im frühen fötalen Auge besteht diese Festigkeit der Verbindung mit dem Glaskörper, wie ich das durch gewisse Erfahrungen beim menschlichen Fötus (S. 70) nachweisen konnte. Es unterliegt für mich keinem Zweifel, dass diese Haut nichts anderes darstellt, als das, was man membrana hyaloidea nennt. Die Existenz einer anderweitigen Haut zwischen Glaskörper und Retina und selbst einer sogenannten membrana limitans retinae erscheint mir sehr fraglich. So muss ich mich denn auf Grund meiner Erfahrungen durchaus denjenigen Forschern anschliessen, die, wie Kessler (a. a. O. S. 64), O. Schultze (a. a. O. S. 34), Retzius (a. a. O. S. 83) u. A. die Bildung der membrana hyaloidea auf die Netzhaut zurückführen. Dass sie genetisch mit dem Glaskörper nichts zu tun hat, wird auch dadurch bewiesen — worauf namentlich Retzius neuerdings wieder hingewiesen hat —, dass sie sich vorn an der ora serrata nicht in die vordere Grenzschichte des Glaskörpers umbiegt, sondern direkt in die Glashaut der pars ciliaris retinae fortsetzt.

Die Frage nach der Natur und Herkunft der im Glaskörper des entwickelten Auges befindlichen Zellen muss ich offen lassen, da sich meine Untersuchungen auf die zu dem fertigen Zustand hinleitenden Stadien nicht erstrecken. Wohl aber gewähren meine Befunde eine Aufklärung bezüglich eines Teiles dieser Zellen, nämlich derjenigen Elemente, die schon in den frühesten Stadien des Glaskörpers angelegt sind. Die Zellen, die man im Glaskörper junger Embryonen und Föten findet, sind trotz ihrer amöboiden Gestalt nicht Wanderzellen, wie sie bisher zumeist aufgefasst wurden, also weder aus den Blutgefässen emigrierte Leukocyten, noch sekundär in den Glaskörper hineingelangte Mesenchymzellen, sondern alteingesessene Elemente der Augenanlage, Überreste der Mesenchym-

lage, die sich schon vor der Bildung der Linse zwischen dem Ektoderm und der noch konvexen distalen Wand der Augenblase befindet. Sie gelangen nicht durch aktive Hineinwanderung in das Innere des Auges, sondern einfach in der Weise, dass sie bei der Bildung und Abschnürung des Linsenbläschens in den Glaskörperraum hineingedrängt werden. Die Ursachen für die eigenartigen Formveränderungen, denen sie unterliegen und die ihnen das Aussehen von Wanderzellen verleihen, entziehen sich unserer Kenntnis. Wenn nun auch der ausgebildete Glaskörper als an Zellen sehr arm zu bezeichnen ist, so kann ich mir doch nicht denken, dass dieser erste Schub von Zellen die Gesamtheit der später im Glaskörper verstreut liegenden Zellen darstelle. Dafür scheinen mir die Elemente dieses ersten Schubes denn doch zu spärlich zu sein. Woher sind nun aber die später hinzugekommenen Zellen entstanden? Es ist dies eine Frage, über die meine Erfahrungen keine Aufklärungen geben, die aber auch durch die anderweitigen bisher vorliegenden Untersuchungen nicht als gelöst betrachtet werden kann.

OPHTHALM
HOSPITAL

Erklärung der Tafelfiguren.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch das Auge eines 8 mm langen Katzenembryos. Hämatoxylin-Eosinfärbung. Linse noch nicht völlig abgeschnürt, obgleich die Zellen ihrer proximalen Wand bereits die ersten Stadien der Umwandlung zu Linsenfasern aufweisen. Im Hohlraum des Linsenbläschens eine Gruppe degenerierter, aus der proximalen Linsenwand ausgeschalteter Zellen. Glaskörperfibrillen zart und etwas unvollkommen gefärbt. Der Glaskörper erstreckt sich auch auf die proximale, noch unvollständige Wand des Linsenbläschens, ja, seine Fibrillen zeigen hier eine besonders dichte Anordnung, ebenso wie auch im Isthmusgebiet. Linsenkegel treten im ganzen Umfange der Linse scharf hervor. Hinten ist ihre Verbindung mit der primären Meridionalfaser deutlich zu sehen. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Fig. 2. Senkrechter Schnitt durch das Auge eines 15 mm langen Katzenembryos. Hämatoxylin-Eosin; die Hämatoxylinfärbung ist in der Abbildung zarter gehalten, als sie in dem (absichtlich) überfärbten Präparat erscheint. Im Glaskörper treten die beiden wichtigsten Faserkategorien: die radiären und meridionalen Fibrillen, scharf hervor. Stamm der Arteria hyaloidea von einem deutlichen „Glaskörpertrichter" umgeben. Das Gefässnetz der tunica vasculosa lentis liegt nicht, wie sonst, im Perilentikularraum, sondern schon im Glaskörpergewebe. Im Isthmus tritt das „Isthmusbündel" hervor, das sich am inneren Blatt des Augenbechers, nahe zu seiner Umbiegungsstelle, inseriert. Leitz, Obj. 4, Oc. 1; die Einzelheiten teilweise bei stärkerer Vergrösserung eingezeichnet.

Fig. 3. Aus einem Äquatorialschnitt des Auges eines 8 cm langen menschlichen Fötus. Zenkersche Lösung, Carmalaun. Deutlich hervortretende membrana hyaloidea als Grenzmembran zwischen Netzhaut und Glaskörper. Im Fibrillengerüst des Glaskörpers treten zwei sich regelmässig durchkreuzende Faserrichtungen hervor: die radiäre und die „latitudinale"; letztere Fibrillen zeigen in der peripherischesten Lage des Glaskörpers eine dichtere Anordnung (Glaskörperrinde). Am rechten Ende der Abbildung ist ein Segment des Glaskörpertrichters, mit einigen Gefässquerschnitten, dargestellt; geflechtartige Grenzschichte des Trichters deutlich zu erkennen. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Druck von Richard Hahn (H. Otto), Leipzig.

Fig.1.

Fig.3.

A. Szili gez

Verlag von F. C. W. Vogel in Leipzig.

Fig. 2.

A. Szili gez

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Verlag von F. C. W. Vogel in Leipzig

ROYAL LONDON
OPHTHALMIC
HOSPIT